Stephan

1901.

DE

№ 25

L'HERMAPHRODISME

CHEZ LES VERTÉBRÉS

THÈSE

Présentée et publiquement soutenue à la Faculté de Médecine de Montpellier

Le 21 Décembre 1901

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

PAR

Pierre STEPHAN

DOCTEUR ÈS-SCIENCES

CHEF DES TRAVAUX HISTOLOGIQUES A L'ÉCOLE DE MÉDECINE DE MARSEILLE

Né à Marseille le 26 Avril 1876.

Pour obtenir le grade de Docteur en Médecine

MARSEILLE

TYPOGRAPHIE ET LITHOGRAPHIE BARLATIER

Rue Venture, 19

1901

PERSONNEL DE LA FACULTÉ

MM. MAIRET (✻) ..... DOYEN
FORGUE ..... ASSESSEUR

PROFESSEURS :

Hygiène	MM. BERTIN-SANS (✻).
Clinique médicale	GRASSET (✻).
Clinique chirurgicale	TEDENAT.
Clinique obstétricale et Gynécologie	GRYNFELTT.
— Chargé du Cours : M. VALLOIS.	
Thérapeutique et Matière médicale	HAMELIN (✻).
Clinique médicale	CARRIEU.
Clinique des maladies mentales et nerveuses	MAIRET (✻).
Physique médicale	IMBERT.
Botanique et Histoire naturelle médicale	GRANEL.
Clinique chirurgicale	FORGUE.
Clinique ophtalmologique	TRUC.
Chimie médicale et Pharmacie	VILLE.
Physiologie	HEDON.
Histologie	VIALLETON.
Pathologie interne	DUCAMP.
Anatomie	GILIS.
Opérations et Appareils	ESTOR.
Microbiologie	RODET.
Médecine légale et Toxicologie	SARDA.
Clinique des maladies des enfants	BAUMEL.
Anatomie pathologique	BOSC.

Doyen honoraires : M. VIALLETON.
Professeurs honoraires : MM. JAUMES, PAULET (O. ✻).

CHARGÉS DE COURS COMPLÉMENTAIRES

Accouchements	MM. PUECH, agrégé.
Clinique ann. des mal. syphil. et cutan.	BROUSSE, agrégé.
Clinique ann. des malad. des vieillards.	VIRES, agrégé.
Pathologie externe	DE ROUVILLE, agrégé.
Pathologie générale	RAYMOND, agrégé.

AGRÉGÉS EN EXERCICE

MM. BROUSSE.	MM. VALLOIS.	MM. L. IMBERT.
RAUZIER.	MOURET.	H. BERTIN-SANS.
MOITESSIER.	GALAVIELLE.	VEDEL.
DE ROUVILLE.	RAYMOND.	JEANBRAU.
PUECH.	VIRES.	POUJOL.

M. H. GOT, *Secrétaire.*

EXAMINATEURS DE LA THÈSE

MM. VIALLETON, *président.*	MM. MOURET, agrégé.
GRANEL, professeur.	GALAVIELLE, agrégé.

La Faculté de Médecine de Montpellier déclare que les opinions émises dans les Dissertations qui lui sont présentées doivent être considérées comme propres à leur auteur ; qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni improbation.

DE

L'HERMAPHRODISME

CHEZ LES VERTÉBRÉS

I

Introduction.

Parmi les problèmes qui tiennent la plus grande place dans les préoccupations des biologistes, les questions relatives à la reproduction sont peut-être celles qui ont déterminé de leur part les plus nombreux travaux. Il serait injuste de prétendre que ce sujet excite à un plus haut point que les autres l'intérêt des esprits scientifiques, car toutes les parties de la biologie générale, solidaires les unes des autres, se relient par des transitions et l'importance de toutes les études biologiques n'est pas tant dans leur solution même que dans la généralisation que comporte cette dernière. Mais, malgré toutes les imperfections de nos moyens de recherches, malgré le nombre considérable de points qui restent encore inaccessibles à nos investigations, les problèmes de la reproduction sont peut-

être parmi ceux dont nous pouvons, en l'état actuel, pousser le plus loin la connaissance. Sans vouloir dire qu'ici la structure et la fonction des organes soient plus intimement liées qu'ailleurs, il n'en est pas moins vrai que c'est une des parties où nous voyons le mieux les rapports qui les unissent, et il n'est bien certainement pas d'éléments de l'organisme que l'on connaisse mieux, sous le rapport des plus délicats détails de structure, que les éléments sexuels. Ici, plus qu'ailleurs, la fonction est accessible au morphologiste ; la physiologie et la morphologie ne semblent pas être, comme pour tant d'autres questions, deux champs d'exploration ouverts chacun seulement à ses spécialistes. Du reste, ces phénomènes sont tellement nombreux et importants, ils font surgir un si grand nombre de problèmes, que leur étude embrasse par cela même une grande partie de la biologie.

La reproduction sexuée étant la plus accessible à l'observation superficielle a, depuis la plus haute antiquité, excité l'imagination et du vulgaire et des penseurs. Elle n'a pas perdu en importance auprès des biologistes modernes. Dans quelles conditions s'est-elle développée chez les êtres vivants, quelles sont les causes qui l'ont favorisée, quels sont ses effets dans la succession des formes ? Autant de grandes questions. A l'étude de la reproduction sexuée se rattache immédiatement celle de la sexualité des individus, connue bien avant l'essence de la reproduction sexuée elle-même. L'existence de deux sortes d'individus, mâles et femelles, est tellement répandue, tellement générale, qu'elle suggère à l'esprit l'idée d'une nécessité de premier ordre, d'une importance considérable.

Aussi, se trouve-t-on complètement déconcerté quand on voit surgir dans un groupe, à côté de toutes les espèces chez lesquelles les sexes sont séparés, comme on est habitué à le voir, une espèce voisine où tous les individus possèdent les organes sexuels fondamentaux et des mâles et des femelles, qui se suffisent à eux-mêmes dans la reproduction, et cela sans que les conditions ordinaires du développement des produits, sans que la prospérité de l'espèce semblent en rien influencées par cette particularité. Le biologiste est surpris de voir que l'hermaphrodisme puisse se montrer ainsi soit chez des espèces, soit chez des individus isolés, d'une façon pour ainsi dire sporadique, comme s'il n'était qu'une faible modification de l'état normal.

Aussi, de tout temps a-t-on considéré l'hermaphrodisme avec intérêt et étonnement. Les travaux qui l'ont envisagé sous ses diverses formes ont été extrêmement nombreux. Dans les temps modernes surtout, depuis le grand mouvement qui a porté tant d'esprits vers les problèmes biologiques, les études se sont multipliées. Les médecins, intéressés surtout par l'organisme humain, ont examiné attentivement les cas de bisexualité qu'ils rencontraient dans l'exercice de leur profession. Les naturalistes ont montré sa grande fréquence chez les invertébrés et sa généralité dans certains groupes d'entre eux.

De ces études d'ensemble, il ressort que l'on ne peut pas établir de lois qui s'appliqueraient à tout le règne animal. Si l'on veut par exemple rechercher quelle est la situation phylogénétique de l'hermaphrodisme, on s'aperçoit que l'on n'assiste pas à la manifestation d'un

grand mouvement unique, mais à des phénomènes particuliers qui se passent dans des groupes plus restreints. C'est pourquoi j'ai pensé qu'il serait utile d'envisager l'hermaphrodisme dans le groupe des Vertébrés, et, comme je ne connais pas de travail général embrassant tout ce groupe et y restant limité, j'ai pensé répondre à une indication intéressante en réunissant tous les documents que nous possédons sur ce sujet, en examinant certains faits qui n'étaient pas assez connus et en recherchant quelles conclusions pouvaient résulter de cette étude.

J'ai voulu surtout faire une sorte de mise au point de la question en profitant des travaux antérieurs; mais j'ai pensé qu'il fallait mettre beaucoup plus en lumière qu'on ne l'avait fait jusqu'à présent l'hermaphrodisme normal qui existe chez quelques Vertébrés; et, comme les notions que nous avions sur ce sujet étaient insuffisantes, j'ai abordé l'étude des animaux chez lesquels on les rencontre. Certes tous les sujets qui touchent à l'élaboration des produits sexuels sont difficiles et complexes et je n'ai pu en aborder que quelques points. Mais je crois avoir trouvé des faits intéressants qui me permettront d'émettre sur le sujet des opinions motivées.

Toutes mes recherches ont été faites au laboratoire d'histologie de l'Ecole de Médecine de Marseille et j'exprime ici ma reconnaissance à mon maître, M. le professeur Jourdan, pour les ressources qu'il a toujours si largement mises à ma disposition, pour les indications qu'il m'a toujours données, et pour l'intérêt si bienveillant et si affectueux dont il m'a toujours accompagné depuis le commencement de mes études. Je remercie

aussi chaleureusement M. le professeur Vialleton de m'avoir fait l'honneur d'accepter la présidence de cette thèse et de m'avoir prodigué dans ses conseils les fruits de son expérience.

Au cours de ce travail j'envisagerai d'abord comment il faut entendre le terme hermaphrodisme et quelles distinctions on peut faire entre les faits qu'il désigne; j'étudierai ensuite sa distribution dans les divers groupes des Vertébrés; contrairement à l'usage et pour la commodité de l'exposition, je commencerai par les Vertébrés supérieurs; j'exposerai ensuite quelques détails cytologiques que l'on peut observer dans certains organes hermaphrodites; puis je m'occuperai de la manière dont on doit interpréter l'hermaphrodisme et de son mode de développement.

II

Définition de l'hermaphrodisme.

Quand on jette un coup d'œil sur les travaux qui ont été faits sur l'hermaphrodisme, on peut se convaincre qu'un grand nombre d'auteurs, surtout parmi les anciens, considèrent le sexe comme une chose ayant une existence et une unité positives, malgré qu'ils s'en fassent une idée vague, comme une sorte d'entité aux seules manifestations de laquelle il nous soit permis d'assister. Certes, en général, on ne voit pas soutenir catégoriquement cette opinion, mais parfois pourtant on se rend bien nettement compte qu'elle existe au fond de la pensée de l'auteur; ne la devine-t-on pas dans ces lignes de Steenstrup (45)? « Le sexe n'est pas « une chose qui ait son siège en une place donnée, qui « ne se manifeste que par la présence d'un appareil « déterminé. Il règne sur tout l'individu, s'est développé « en chacun de ses points. Chez un individu mâle, cha- « cune, même des plus petites parties est mâle, même « si elle ressemble aux parties correspondantes d'un « individu femelle, et de même, chez celui-ci, la plus petite « partie est femelle. L'union des deux appareils sexuels « chez un même individu ne le rendra bisexué que si

« les deux sexes règnent sur tout le corps, ce qui, en « vertu de l'opposition des deux sexes, ne peut se mani- « fester que comme une disparition de toute sexualité. » C'est l'idée contenue dans cette dernière phrase qui nous explique les débats auxquels a donné lieu l'hermaphrodisme : la croyance à l'hermaphrodisme était un concept sur lequel on discutait théoriquement suivant les opinions que l'on possédait sur l'opposition ou la non opposition des deux sexes ; dans le premier cas, on le niait comme impossible ; dans le second, on admettait sa possibilité.

C'est aussi cette façon de considérer le sexe qui peut être accusée de l'insuffisance des travaux qui ont été faits sur ce sujet ; la principale question était de savoir s'il était possible ou impossible ; on cherchait donc à s'assurer de son existence et, une fois ce but atteint, on négligeait toutes les autres constatations que l'on aurait pu faire. Il est bien certain, par exemple, que l'on a étudié des cas d'hermaphrodisme chez les mammifères depuis que la technique histologique est très perfectionnée et l'on aurait pu trouver, par un examen minutieux, des faits très intéressants. Au lieu de cela, tous les auteurs arrêtent leur examen au point qui leur semble suffisant pour prouver la nature des glandes génitales, alors qu'ils auraient dû insister sur tous les caractères particuliers des organes qu'ils avaient la chance de pouvoir examiner. C'est que tout ce que nous pouvons connaître ce sont des caractères de structure et de fonction. Ce à quoi nous donnons le nom de sexe, c'est un ensemble de propriétés qui se manifestent essentiellement à nous dans l'apparition d'éléments reproducteurs mâles ou femelles ; ce que nous appe-

lons hermaphrodisme, c'est la réunion de ces caractères ; et nous devons chercher à élucider, toutes les conditions qui accompagnent cette réunion, plutôt que spéculer sur l'idée abstraite de la coexistence de deux sexes.

Quelles qu'aient été les idées que les anciens se faisaient sur la genèse de l'hermaphrodisme, ce mot a d'abord été créé pour exprimer l'idée de l'existence simultanée de tous les organes des deux sexes sur un même individu, avec possibilité de leur fonctionnement. Mais, d'autre part, ce terme a de tout temps été employé pour désigner des individus chez lesquels on rencontrait seulement quelques caractères de chaque sexe et qui ne pouvaient nullement fonctionner à la fois comme mâle et comme femelle. Les principales difficultés que nous rencontrons aujourd'hui pour définir l'hermaphrodisme proviennent de cette différence qui existe entre le sens étymologique du mot et l'usage que l'on en a fait. Et l'on se trouve acculé à l'une de ces alternatives : ou bien s'en tenir au sens littéral, et alors se refuser à appliquer jamais l'épithète hermaphrodite à un mammifère, contrairement à l'usage consacré depuis la plus haute antiquité; ou bien tenir plus de compte de l'habitude généralisée et abandonner le sens théorique pour celui qui l'a remplacé depuis si longtemps.

Pour les zoologistes, le vrai sens du mot est le sens étymologique. Chez la grande majorité des animaux, les caractères sexuels secondaires sont moins développés que chez les mammifères ou bien on n'en a pas une habitude suffisante pour pouvoir apprécier facilement leurs

moindres modifications. De plus le fonctionnement des glandes génitales est peut-être parfois plus indépendant des appareils accessoires. On comprend alors parfaitement la définition de Cuénot (99) : « On dit qu'un « animal est hermaphrodite quand il produit, au cours « de son existence, deux sortes de gamètes viables, « simultanément ou successivement, dans une même « glande ou dans des organes distincts. »

Les auteurs qui ont surtout en vue l'anatomie des mammifères emploient au contraire l'expression dans son autre sens ; les anatomistes humains, les médecins sont dans ce cas. I. Geoffroy Saint-Hilaire définit l'hermaphrodisme : « La réunion chez un même individu des « deux sexes ou de quelques-uns de leurs caractères. » (35)

Enfin il y a des éclectiques, des auteurs qui, trouvant un peu outré chacun des sens précédents, veulent garder une certaine mesure. Quand l'appareil reproducteur interne est bien conformé et que l'anomalie ne porte que sur les organes extérieurs, on n'a pas à proprement parler un hermaphrodite ; pour eux, il suffit que les glandes sexuelles existent, sans qu'il soit nécessaire qu'elles arrivent à produire des gamètes viables ; la présence des voies génitales internes peut être considérée comme hermaphrodisme et l'on ne tient aucun compte des organes copulateurs.

J'avoue ne pas trop bien comprendre cette catégorie qui est pourtant très en faveur actuellement. Tous les détails de structure qui n'intéressent pas le tissu génital lui-même sont des caractères sexuels secondaires. Je ne crois pas que nous soyions autorisés à établir une distinction absolue entre l'importance des voies génitales et celle des caractères extérieurs du sexe ; pareille

distinction ne peut être qu'arbitraire ; elle doit trancher brusquement une série ininterrompue de transitions.

La définition de Cuénot, basée sur une notion précise morphologique, facile à contrôler, caractérise des faits que tout le monde se trouve obligé de ranger dans une catégorie spéciale ; elle est seule possible au point de vue de la biologie générale. Mais lorsqu'on examine les choses de près, on la trouve un peu exclusive, on peut relier d'une façon graduelle les états qu'elle comprend à ceux qu'elle excluerait complètement. A l'hermaphrodisme successif, où l'une des sortes de gamètes n'arrive à maturité que très tard, relativement à l'autre, se rattache l'état où elle n'y arriverait jamais ; elle est bien caractérisée comme sexe, car l'empreinte du sexe est marquée sur les éléments avant leur maturité et nous serons embarrassés pour justifier notre refus d'accepter ce cas dans le groupe de l'hermaphrodisme.

Si peu importants que puissent paraître les caractères secondaires, on ne doit pas négliger d'en tenir compte à cause de la corrélation qui existe entre eux et la constitution des glandes génitales. L'étude histologique minutieuse de ces dernières dans toutes les anomalies des organes génitaux reste encore à faire ; il est probable que l'on trouverait là une source abondante de faits curieux et que l'on verrait souvent une structure histologique différente de la normale. Les relations sont telles entre le tissu génital et la structure des organes sexuels secondaires, qu'il est légitime de présumer que les vices de conformation de ces derniers sont à un certain degré en rapport avec une anomalie de la constitution histologique des glandes. Et je suis parfaitement de l'avis de Delbet qui dit qu'il ne serait pas étonnant de

rencontrer quelqu'œuf dans le testicule d'un homme atteint d'hermaphrodisme apparent. L'anomalie ne serait donc pas limitée comme elle semble l'être au premier abord.

Le tissu génital exerce sur tout l'organisme une action spéciale pour chaque sexe et qui lui donne un habitus particulier. C'est ce qui ressort nettement des effets de la castration. Ces effets ont été beaucoup étudiés et je ne puis pas m'étendre trop longtemps à ce sujet. Tout le monde sait que les eunuques présentent une certaine atténuation des caractères mâles, absence de la barbe, élévation de la voix, modification du caractère. L'atrophie des ovaires empêche le développement des mamelles, l'élargissement du bassin ; chacun connaît les transformations que les femmes présentent à un degré plus ou moins élevé à l'époque de la ménopause. Il y a plusieurs observations de femmes atteintes d'un certain degré d'hermaphrodismes chez lesquelles les ovaires étaient kystiques.

Giard a fait connaître l'action de la castration parasitaire sur les crustacés décapodes ; les individus parasités revêtent une forme intermédiaire aux mâles et aux femelles, un aspect neutre (87).

Mais cette corrélation entre le développement du tissu génital et celui des caractères extérieurs, pour si certaine que soit son existence, n'est cependant pas absolument parfaite. Nous ne pouvons pas encore considérer les caractères extérieurs comme le miroir fidèle qui réflète la structure histologique de la glande. C'est encore l'étude de la castration qui peut nous édifier sur ce sujet. Il semble que les caractères sur lesquels la castration peut produire de l'effet devraient

être ramenés à un type neutre ou tendre seulement vers ce type neutre. Il est difficile de s'expliquer, alors pourquoi ce type est dépassé dans la plupart des cas. Pourquoi observe-t-on parfois de la gynécomastie chez les castrats mâles, alors qu'il y a au contraire de l'atrophie des mamelles chez les femelles ? Pourquoi l'eunuchisme peut-il rendre un mâle complètement imberbe et lui donner une voix féminine, alors que chez la femme il peut faire développer la barbe et donner un timbre rauque à la voix ? Pourquoi chez le *Stenorhyncus* mâle parasité l'habitus extérieur finit-il par ressembler tout à fait à celui d'une femelle ? Il semble que dans tous ces cas il y ait une sorte d'impulsion trop forte qui fait dépasser le stade neutre ; il semble qu'il y ait une sorte de contre-coup, qui rejette l'organisme dans une autre direction.

Du reste ce n'est pas toujours par l'effet de sa présence immédiate que le tissu génital exerce son action sur l'organisme. La maturité des produits n'en est pas un facteur, puisque l'individu a la constitution mâle bien avant la puberté ; au moment de celle-ci les caractères extérieurs se développent simultanément avec les éléments sexuels. L'action des glandes génitales se fait sentir plutôt comme une impulsion qui aurait son effet plus tard. Chez certains Lépidoptères, la castration opérée à un stade précoce ne modifie en rien les caractères sexuels de l'adulte. « Oudemans a « châtré de jeunes chenilles d'*Ocneria dispar* à la « deuxième mue... Les papillons provenant des che- « nilles ainsi châtrées, ont présenté, sans modifications, « le dimorphisme sexuel si accentué dans l'*Oc-* « *neria* ; les mâles semblaient même avoir conservé

« les manifestations de l'instinct de leur sexe. » (GIARD, 1901.)

Mais il y a aussi inversement une action de l'état des autres organes génitaux sur la constitution des glandes sexuelles. On sait que le testicule ectopique s'arrête généralement à un stade plus ou moins avancé de son évolution, stade très variable suivant les cas, mais qui peut être extrêmement précoce. La ligature du canal déférent ou son obstruction par une cause pathologique quelconque amènent aussi des phénomènes de régression dans les éléments des tubes séminifères.

Il y a donc bien une corrélation de développement entre les différentes parties de l'appareil génital, mais il semble que cette corrélation comporte une certaine réciprocité ; il y a peut-être aussi une certaine simultanéité dans l'évolution des différents attributs sexuels. Il est possible que ce ne soit pas uniquement la nature du tissu sexuel qui détermine l'adaptation de tout l'organisme à l'action mâle ou femelle, mais qu'au moment de la formation de l'individu par la fécondation, les mêmes propriétés dirigent à la fois l'évolution histologique des éléments génitaux et la constitution anatomique particulière de tout le corps; les facteurs qui ont déterminé le sexe du germe agiraient sur les ébauches de chacun des organes pour les faire développer dans le sens normal pour ce sexe.

A côté donc de la définition de CUÉNOT, que nous devons considérer comme fondamentale, comme essentiellement biologique, qui nous donne le critérium de ce qui doit caractériser pour nous l'hermaphrodisme idéal, nous devons admettre la possibilité de donner au terme hermaphrodisme un sens un peu plus large,

parce que les différents degrés d'anomalies sexuelles qui ont été désignés ainsi chez les Mammifères se rattachent à des phénomènes du même ordre. Nous connaissons tant de faits qui prouvent les corrélations entre le tissu génital et les caractères sexuels secondaires, que nous ne pouvons guère supposer un isolement complet des anomalies de ces derniers. Aussi, en ce qui concerne le cas particulier des Vertébrés tout au moins, je crois que l'on peut rattacher à ce qui est pour nous l'hermaphrodisme idéal tout ce groupe de dispositions particulières qui forment une classe bien spéciale ; on ne peut pas non plus faire abstraction complète d'un usage qui a été fait pendant si longtemps de l'expression hermaphrodisme. Dans l'étude de l'hermaphrodisme des Vertébrés, les cas tératologiques tiennent forcément une grande place et en tératologie le terme a pris une certaine extension que l'on ne peut pas restreindre outre mesure. Et si nous admettons que nous devons rattacher à l'hermaphrodisme l'ambiguïté des caractères secondaires du sexe, il faudra accepter de les considérer tous. Cela ne nous empêchera du reste pas d'examiner attentivement quelles seront les limites dans lesquelles nous pourrons employer cette expression, d'indiquer exactement tout ce qui pourra rentrer dans ce cadre général. Il faut considérer aussi qu'il y a des degrés qui deviennent de plus en plus faibles à mesure qu'on s'éloigne de l'hermaphrodisme idéal, au sens de Cuénot. Il faudra, par conséquent, établir des divisions et des subdivisions pour créer à notre esprit des points de repaire dans ce champ très vaste.

On comprend qu'il puisse n'y avoir, dans les différentes sortes d'hermaphrodisme, qu'une simple question de

degré d'intensité. Si les facteurs déterminants du sexe ne sont pas assez énergiques, s'ils sont irréguliers, ils n'entraîneront pas le développement complet de toutes les parties ou amèneront une évolution mélangée de leurs ébauches. Ce sont des facteurs de même ordre qui feront différencier une partie des éléments de l'ébauche génitale dans la voie mâle et une autre dans la voie femelle ou qui feront développer à la fois le canal de Wolff et le canal de Müller. Si le tissu génital était seul à agir, l'anomalie devrait porter également sur tous les caractères sexuels secondaires et elle devrait être régulière, proportionnelle surtout au degré qu'elle atteint dans la glande sexuelle. Mais on comprend que si l'anomalie dépend des propriétés particulières de l'individu, des facteurs déterminants du sexe, elle pourra être irrégulière, ne porter que sur quelques parties de l'appareil génital et en des points indépendants.

Quand l'anomalie ne portera que sur un seul point de l'appareil génital, il sera difficile de distinguer si elle n'est pas due à des causes indépendantes des facteurs déterminants du sexe, de savoir si elle n'est pas due à des modifications survenues en cours de développement. Les anomalies qui rentrent dans les classes des hypertrophies ou des arrêts de développement peuvent être toutes locales et ne pas tenir aux propriétés primitives de l'organisme. C'est ainsi qu'un cas d'hypospadias ou d'hypertrophie du clitoris pourront fort bien ne pas être une manifestation de l'hermaphrodisme, et, comme nous ne pouvons pas déterminer la genèse de cette anomalie, nous considèrerons qu'il ne nous est pas encore possible de donner une réponse à cette question. Mais si

l'atrophie ou l'hypertrophie portent sur différentes parties, alors nous pourrons considérer que nous avons probablement à faire à de l'hermaphrodisme; de même si certaines parties sont atrophiées et d'autres hypertrophiées, comme lorsque de l'hypospodias se combine avec de la gynécomastie.

On le voit, dans les degrés inférieurs de l'hermaphrodisme, le diagnostic sera toujours difficile à poser et il faudra se résoudre bien souvent à rester dans l'incertitude. Il faudra examiner tous les caractères sexuels quels qu'ils soient. Si plusieurs caractères concordent, on pourra se prononcer pour l'affirmative, mais quand il n'y en aura qu'un seul, le cas devra toujours être considéré comme douteux, tant que nous n'aurons pas la possibilité d'indiquer son mode de développement.

III

Classification
des degrés de l'hermaphrodisme

Les modalités de l'hermaphrodisme, au sens où nous voulons employer ce terme ici, sont tellement complexes et ses degrès tellement variables que nous sommes obligés de distinguer, dans ses manifestations, un certain nombre de catégories et d'établir pour la facilité des distinctions quelques points de repère.

Toutes les classifications que l'on a essayé de donner de l'hermaphrodisme sont bien satisfaisantes par quelque point, mais pêchent d'un autre côté. C'est que les auteurs qui se sont occupés de cette question ne l'on pas envisagée sous toutes ses faces et, de fait, les formes sont si multiples et si facilement reliables les unes aux autres par toutes sortes de transitions, qu'il est difficile de les faire rentrer toutes dans un petit nombre de cases.

D'anciens auteurs tels qu'Ambroise Paré et Pierquin avaient songé surtout à la valeur fonctionnelle de l'anomalie qu'ils étudiaient et les classes qu'ils proposaient étaient physiologiques. Dans ce siècle-ci, au

contraire, on a presque complètement abandonné ce point de vue pour se placer uniquement sur le terrain de l'anatomie descriptive. Meckel (15) distinguait : 1° l'hermaphrodisme vrai, réel, double ou composé, avec augmentation du nombre des parties; 2° l'hermaphrodisme faux, apparent, pseudo-hermaphrodisme, avec conservation du nombre des parties. J. Müller (30), établissait trois classes : 1° conformation indécise des organes génitaux externes avec organes internes complètement mâles ou femelles; 2° conformation indécise des organes génitaux externes avec duplicité partielle des organes internes; 3° organes internes mâles d'un côté, femelles de l'autre, hermaphrodisme latéral.

Isidore Geoffroy-Saint-Hilaire donne la classification la plus complète et la plus précise que l'on puisse imaginer, si l'on se borne à la simple constatation des faits :

1° **Hermaphrodisme sans excès** où le nombre normal des parties constitutives de l'appareil génital n'est pas changé :

a.) — *masculin* : quand l'appareil génital essentiellement mâle offre, dans quelques-unes de ses parties, la forme femelle;

b.) — *féminin* : quand l'appareil génital essentiellement femelle offre, dans quelques-unes de ses parties, la forme mâle;

c.) — *neutre* : quand les organes génitaux offrent un mélange des deux sexes; il peut encore se subdiviser en :

α.) — *superposé* : les organes profonds sont d'un sexe, les organes externes d'un autre;

β.) — *latéral* : tous les organes génitaux sont mâles d'un côté, femelles de l'autre;

γ.) — *semi-latéral* : tous les organes d'un côté sont du même sexe, ceux de l'autre côté sont de deux sexes différents;

δ.) — *croisé* : les organes externes sont mâles d'un côté, femelles de l'autre; les organes profonds de chaque côté sont du sexe opposé.

2° **Hermaphrodisme avec excès**, où il y a augmentation du nombre normal des parties de l'appareil génital :

a.) — *masculin complexe* quand l'appareil génital essentiellement mâle se trouve associé à certains organes femelles;

b.) — *féminin complexe* quand l'appareil génital essentiellement femelle se trouve associé à certains organes mâles;

c.) — *bisexuel parfait* quand il existe un appareil mâle et un appareil femelle tous deux complets;

d.) — *bisexuel imparfait* quand il existe un appareil mâle et un appareil femelle tous deux incomplets ou dont l'un seulement est complet.

Klebs (73) adopte la division de Meckel en hermaphrodisme vrai et hermaphrodisme apparent :

1° **Hermaphrodisme vrai** où il y a existence d'ovaires et de testicules; on peut le subdiviser en :

a.) — *Hermaphrodisme vrai bilatéral;*

b.) — » » *unilatéral;*

c.) — » » *latéral ou alterne.*

2° **Pseudo-hermaphrodisme** où il n'existe de glandes génitales que d'un seul sexe :

a.) — *masculin*,

b.) — *féminin*.

Il peut, dans chaque cas, être externe, interne ou complet.

Ahlfeld (80) met en doute l'existence de l'hermaphrodisme vrai et décrit seulement des pseudo-hermaphrodismes : uterus mâle, fissure génitale externe, hypertrophie du clitoris.

Hermann décrit les différentes sortes d'hermaphrodisme en les rangeant en trois catégories :

Hermaphrodisme bisexuel ou vrai { bilatéral, unilatéral, alterne;

Pseudo-Hermaphrodisme interne;

» » **externe.**

Max Weber (84) voudrait, à propos de l'hermaphrodisme des poissons, grouper les différents cas en deux catégories : la disposition est ou n'est pas pathologique. D'après lui, on pourrait considérer comme de véritables cas d'hermaphrodisme ceux dans lesquels l'organe sexuel ressemble à celui des poissons normalement hermaphrodites ; on pourrait, au contraire, appeler pathologiques ceux où la glande d'un côté est d'un caractère différent de celle du côté opposé, ou bien les cas dans lesquels une partie de la glande d'un sexe se mêle plus ou moins à celle de l'autre, enfin ceux qui appartiennent aux malformations.

Ainsi que je l'ai dit, beaucoup d'auteurs modernes admettent bien comme une variété d'hermaphrodisme

les cas de coexistence des voies génitales mâles et femelles, mais rejettent les simples malformations ambiguës des organes génitaux externes. Ainsi, Guericolas (99), mettant de côté le pseudo-hermaphrodisme, divise l'hermaphrodisme vrai suivant qu'il existe ou non deux sortes de glandes en *tubulaire* et *glandulaire*.

Je crois qu'il faut d'abord éliminer la distinction établie par Max Weber. Brock (86), Howes (91) se refusent à l'admettre. En tous cas, le terme « pathologique » serait impropre; on doit le réserver pour des états exclusivement morbides. Il faudrait, pour cela, que la disposition soit nuisible à l'individu ou à l'espèce; or les individus étaient toujours normaux et bien portants et on ne comprend pas comment l'absence de symétrie leur aurait été plus défavorable, ni comment la reproduction aurait été moins bien assurée. Ou bien il faudrait que la cause de cet hermaphrodisme soit une influence morbide; mais nous ne connaissons pas plus dans un cas que dans l'autre les causes de la détermination de l'anomalie.

Comme c'est la même ébauche qui, par la même modification, donne naissance aux œufs et aux spermatozoïdes, les divers états d'hermaphrodisme sont des degrés différents d'anomalie. Sans doute, au premier abord, il semble que Max Weber, s'il n'a pas trouvé un terme heureux pour exprimer ce qu'il voulait dire, n'en fait pas moins allusion à des faits faciles à vérifier. Quelquefois la disposition des glandes sexuelles restera bien régulière, bien symétrique; mais il faut reconnaître que c'est là une exception; dans presque tous les cas les glandes ne se ressemblent pas. Même

chez le *Gadus morrhua* décrit par l'auteur, il est peu probable que les glandes génitales aient présenté un degré de symétrie comparable à celui des organes hermaphrodites d'un Serran ou d'une Dorade; et, même lorsqu'il y a une certaine symétrie, la distribution des substances sexuelles dans chacune des glandes est peu en rapport avec ce que voudrait la comparaison : tel est le cas d'un *Clupea harengus* décrit par Smitt (82) dont chaque glande renfermait des produits sexuels femelles dans sa partie médiane, était purement testiculaire en avant et en arrière. Et, à côté de ces individus, il en est qui sont fort peu différents et qu'il faudrait mettre dans la catégorie opposée, comme ce *Gadus morrhua* décrit par Howes (ch. VI) qui ressemblait beaucoup à celui de Weber, mais qui n'était pas symétrique.

La division de Geoffroy Saint-Hilaire a le mérite que l'on peut facilement et du premier coup attribuer à l'une de ses divisions tous les cas imaginables; au point de vue de l'anatomie descriptive pure, elle est inattaquable, mais elle ne s'occupe nullement de l'interprétation des différents détails de structure et ce sont justement ces considérations qui rendent le problème plus difficile. Il est certain, d'autre part, que la notion d'anomalie avec ou sans excès n'a pas exactement la même signification, si l'on considère l'appareil génital, que dans les autres parties de l'organisme. S'il s'agit des membres, par exemple, la distinction sera parfaite : si un individu possède six doigts, tout le monde admettra que c'est une anomalie d'une catégorie toute différente de ce que serait l'hypertrophie d'un doigt. Mais, en ce qui concerne les organes génitaux,

les ébauches ne sont pas les mêmes pour les conduits mâles et femelles; au lieu qu'une seule se développe elles pourront se développer toutes deux; on ne pourra pas réellement dire qu'il y a excès de parties. Les glandes génitales peuvent se dédoubler sans qu'il y ait hermaphrodisme; et, lorsqu'il y a hermaphrodisme glandulaire, il peut bien y avoir dédoublement, mais une même ébauche génitale peut aussi se développer en un *ovo-testis* qui restera un organe unique. Enfin, Geoffroy Saint-Hilaire ne s'inquiète nullement de la valeur physiologique des anomalies de l'appareil génital et cette abstention est pour lui systématique et raisonnée; je crois, au contraire, qu'il doit y avoir là pour nous un facteur très important d'appréciation.

Klebs, Hermann, Guericolas, parlent tous d'hermaphrodisme vrai et de pseudo-hermaphrodisme, bien que ce dernier terme n'ait pas toujours la même signification. Ce serait une opinion soutenable que de vouloir avec Klebs et Hermann séparer nettement des autres les cas où il existe des glandes des deux sexes; mais de là à rejeter hors de l'hermaphrodisme toutes les autres formes, il n'y a qu'un pas et je me suis déjà expliqué sur l'extension que je voulais donner au mot hermaphrodisme ; entrés dans cette voie, nous arriverions vite à exiger la maturité des glandes. Mais je pense que c'est une tentative encore plus arbitraire que de vouloir, comme Guericolas, employer l'expression de pseudo-hermaphrodisme seulement pour les organes génitaux externes. Quelle que soit l'origine des conduits génitaux internes, quelle que soit leur importance, ce sont cependant des appareils secondaires de la génération. A côté de la valeur fonctionnelle des épithélium

sexuels, la différence n'est pas grande entre eux et les organes génitaux externes. Entre toutes les formes de l'hermaphrodisme tel que nous l'avons défini il y a seulement des questions de degrés ; si nous sommes obligés d'établir des subdivisions, elles sont artificielles et leurs limites ne sont pas nettement définies. Les termes de *vrai* et de *faux* sont tout à fait impropres à exprimer l'élasticité de ces divisions ; pouvons-nous nous figurer l'hermaphrodisme intermédiaire, pas tout à fait vrai et pas tout à fait faux ?

Avec les mots *complet* et *partiel*, qui évoquent des idées de quantité, les transitions seraient beaucoup plus compréhensibles. Mais de cette façon nous ne devrions pas faire attention à la valeur fonctionnelle des différentes parties pour ne plus considérer que leur valeur représentative. Si des coupes grossières nous ont montré qu'un organe est un testicule ou un ovaire, nous lui attribuerons la même valeur quelle que soit la nature des processus histologique qui s'accomplissent à son intérieur ; et de plus il y aurait des cas nombreux où les différentes parties des appareils pourraient être représentées, mais sans former deux appareils ou deux demi-appareils réguliers ; aurions-nous là de l'hermaphrodisme complet ?

Il me semble, en dépit de l'opinion de Geoffroy St-Hilaire, qu'une considération doit dominer toute classification des degrés de l'hermaphrodisme : la valeur fonctionnelle de l'ensemble de l'appareil. Quelle que soit la constitution d'un hermaphrodite, il y aura une différence fondamentale suivant qu'il pourra ou qu'il ne pourra pas engendrer des éléments reproducteurs des deux sexes aptes à la *reproduction*. La plupart des

auteurs n'envisagent pas cette importante distinction ; c'est que leurs classifications ne s'appliquent en réalité qu'aux mammifères ; or, on n'a jamais encore constaté chez eux la possibilité d'une activité bisexuelle complète, à plus forte raison d'une auto-fécondation « bien que la chose ne soit pas absolument impossible *à priori* » comme le dit HERMANN.

Mais si l'on veut faire une classification qui ait quelque généralité et s'adresse à l'ensemble des vertébrés, on rencontre parfaitement ce degré d'hermaphrodisme, soit à l'état normal, comme chez le Serran, soit constituant une anomalie comme chez la truite de STEWART (*voir* Ch. VI). Il faudra que nous en fassions comme le point culminant de notre classification, comme le type le plus parfait d'hermaphrodisme qui puisse exister.

On pourrait donner à cette forme le nom d'hermaphrodisme *parfait* ; mais cette expression aurait le tort de créer une confusion avec le sens dans lequel elle a été employée par GEOFFROY ST-HILAIRE ; elle pourrait comprendre son hermaphrodisme *bisexuel parfait* et *imparfait* ; il pourra y avoir des hermaphrodites parfaits tels que les entend GEOFFROY ST-HILAIRE dont les glandes sexuelles seront incapables de fonctionner ; d'autre part la truite de STEWART ne rentrerait pas dans cette classe, alors qu'à notre avis elle y aurait droit.

Il me semble que le terme « *hermaphrodisme effectif* » satisfait assez bien l'esprit en indiquant la valeur physiologique de l'appareil. On peut du reste y établir des groupes secondaires. L'hermaphrodite effectif sera l'individu capable de fonctionner comme mâle et comme femelle. Dans le cas où il pourra féconder lui-même les œufs qu'il aura produits, où

il suffira ainsi à lui seul à la propagation de l'espèce, il sera *autogame*. Chez un certain nombre d'invertébrés hermaphrodites effectifs, il n'y a pas auto-fécondation ; deux individus font un échange de leurs produits sexuels ; je ne connais pas, chez les vertébrés d'exemple certain d'un pareil échange, mais on conçoit bien que la chose serait possible ; si nous voulons conserver un caractère un peu général à notre énumération, nous devrons y réserver le groupe des hermaphrodites effectifs *réciproques*. Enfin, en ce qui concerne les animaux qui, comme la Myxine, sont d'abord mâles, puis femelles, l'hermaphrodisme effectif sera *successif* ; c'est là du reste l'expression employée par les auteurs ; naturellement aussi l'animal sera *protandre* ou *protogyne* suivant la nature des éléments sexuels qui arriveront les premiers à maturité.

L'hermaphrodisme effectif successif nous fournit une transition vers le degré inférieur de la bisexualité. Du reste, cette transition est rendue bien palpable par l'étude de la Myxine elle-même ; comme nous le verrons, il existe des individus, assez rares, il est vrai, qui ne deviennent jamais femelles ; ces animaux doivent leur unisexualité à ce que, par une anomalie, la partie antérieure de la glande, qui devrait se transformer en ovaire, n'arrive pas à maturité ; elle ne devient pas pour cela du tissu testiculaire, mais elle n'achève pas sa différenciation. Notre second groupe pourra être formé par les hermaphrodites chez lesquels existent toutes les parties qui seraient nécessaires pour que l'hermaphrodisme fût effectif, mais chez lesquels pour certaines raisons, quelqu'une de ces parties ne peut pas fonctionner et empêche l'animal de se com-

porter comme appartenant aux deux sexes. Ainsi un individu présente un appareil génital mâle complet et un appareil génital femelle complet ; l'ovaire, le testicule sont parfaitement reconnaissables ; mais l'un ou l'autre, ou tous les deux, n'arrivent pas à former des produits sexuels complètement mûrs ; nous mettrons cet individu dans notre seconde catégorie. Si l'on suppose aussi un individu de cette sorte presque parfait, mais dont les conduits génitaux, soit mâles, soit femelles, présentent un arrêt de développement tout juste suffisant pour les empêcher de jouer un rôle utile, nous le mettrons également dans ce groupe. Du reste il ne sera pas nécessaire que les deux appareils soient représentés au complet ; il pourra y avoir seulement un demi-appareil mâle et un demi-appareil femelle, ou un appareil d'un sexe et un demi-appareil de l'autre. Bref, c'est l'hermaphrodisme qui semblerait logiquement devoir être effectif, mais qui n'y arrive pas.

On pourrait peut-être donner à cette forme le nom d'*hermaphrodisme potentiel*. Il me semble qu'ici la considération secondaire la plus importante sera de savoir si ce léger degré d'imperfection concerne les deux appareils ou un seul d'entre eux. Nous pourrons par là reconnaître deux cas différents. Si l'incapacité fonctionnelle ne porte que sur un sexe, l'autre se comportera d'une façon normale ; l'hermaphrodite sera *fécond* au même titre qu'un individu unisexué normal. Si, au contraire, aucun des deux appareils ne fonctionne, l'hermaphrodite sera *stérile*. *Sargus annulatus* me semble un bon exemple d'animal normalement hermaphrodite potentiel (*voir* ch. VI). Du reste,

beaucoup de poissons hermaphrodites pourront rentrer dans ce groupe ; puisque les conduits génitaux se forment naturellement par l'évolution de la glande génitale, il suffira que les deux tissus glandulaires existent pour que l'on puisse parler d'hermaphrodisme potentiel. Les cas les plus parfaits d'hermaphrodisme chez les mammifères devront être rangés dans cette catégorie. Très souvent, du reste, nous devrons laisser un point d'interrogation, nous ne savons si nous devons admettre un individu dans cette classe ou le laisser dans la classe inférieure ; c'est ainsi que, si l'atrophie des conduits sexuels est trop prononcée, nous ne pourrons en faire un hermaphrodite potentiel. Beaucoup de grenouilles hermaphrodites sont dans ce cas.

Nous formerons une seule et dernière classe pour toutes les catégories qui peuvent se rencontrer depuis les bornes de l'hermaphrodisme potentiel jusqu'aux premières traces de la bisexualité. Suivant ce que j'ai dit plus haut, nous ne pouvons pas l'appeler partiel ou incomplet ou imparfait. Il vaudrait mieux, me semble-t-il, ranger ces différents états sous la rubrique « *hermaphrodisme rudimentaire* ». L'épithète « rudimentaire » n'est nullement restrictive ; il n'y a pas une limite tranchée au delà de laquelle un organe cesse d'être rudimentaire et il suffit d'une trace extrêmement petite de cet organe pour qu'on dise que celui-ci existe d'une façon rudimentaire.

Il est certain que ce groupe sera très vaste et les cas qui s'y rangeront seront infiniment plus nombreux que dans les deux autres ; peu importe ; nous devons considérer bien plus la valeur des types que le nombre

des exemples que nous en trouvons. Ce groupe sera aussi essentiellement polymorphe, car il y aura toutes les transitions aussi bien au point de vue de l'intensité de développement de la partie modifiée qu'en ce qui concernera la nature de cette partie. Ce sera de l'hermaphrodisme rudimentaire que celui du Triton de La Valette St-George (*voir* ch. V), dans lequel un ovaire semble bien développé sans qu'il y ait de trace d'un canal sexuel correspondant; ce sera aussi de l'hermaphrodisme rudimentaire que celui, si fréquent chez les poissons et les batraciens, où quelqu'œuf se développe dans un testicule; également celui où une partie des voies génitales est constituée; et, enfin, un hermaphrodite qui présente seulement un mélange des caractères extérieurs des deux sexes sera encore un hermaphrodite rudimentaire.

Ainsi, contrairement à ce que pensent de nombreux auteurs, j'estime qu'il existe un hermaphrodisme rudimentaire *glandulaire;* chez les Poissons, chez les Batraciens, il est très répandu; chez les Mammifères, les études qui ont été faites jusqu'ici sont beaucoup trop insuffisantes pour qu'il soit permis de se prononcer. L'hermaphrodisme rudimentaire pourra intéresser l'ensemble ou une partie des voies génitales, mais on conçoit que s'il y a de l'hermaphrodisme glandulaire bien développé, l'hermaphrodisme ne sera rudimentaire que si les conduits sont incomplets; autrement, on arriverait à la classe supérieure. L'hermaphrodisme *tubulaire* comprendra à peu près les cas qui ont été admis par Guericolas sous la même dénomination. Enfin, des autres cas, où l'hermaphrodisme n'est apparent que sur les organes génitaux externes ou sur

les attributs extérieurs de la sexualité, on pourra faire le groupe de l'hermaphrodisme rudimentaire *extérieur*.

Nous pouvons résumer, dans le tableau suivant, les subdivisions que nous venons d'établir :

Hermaphrodisme effectif.....	autogame, réciproque, successif.
Hermaphrodisme potentiel.....	fécond, stérile.
Hermaphrodisme rudimentaire	glandulaire, tubulaire, externe.

Il faut bien remarquer qu'on ne peut pas prétendre qu'un individu sera décrit quand on l'aura fait rentrer dans un de ces groupes; il n'est pas possible de dresser un tableau de classification où la place qu'on assignerait à un cas indiquerait immédiatement d'une façon exacte la constitution de l'appareil génital et sa valeur fonctionnelle ; ou bien alors il faudrait édifier quelque chose d'extrêmement compliqué.

Il est certain que l'hermaphrodisme peut être normal ou anormal, mais il peut aussi se rapprocher plus ou moins de la normale par son grand degré de fréquence chez certaines espèces. On pourrait parfaitement être d'avis de mettre cette distinction au premier rang.

L'hermaphrodisme peut être tout à fait régulier, soit parce que chacun des appareils est symétrique, à quelque degré de développement qu'ils arrivent l'un et l'autre, soit parce que l'appareil sexuel est entièrement mâle d'un côté, entièrement femelle de

l'autre ; il peut être partiellement régulier si l'un des deux appareils sexuels seulement est symétrique ; il peut être irrégulier et être alors superposé, croisé, etc.

Enfin, dans chaque cas, il y a une question de degré de perfection de l'hermaphrodisme pour lequel il n'est pas possible de donner une caractéristique autrement qu'en disant ce qui en est. Un hermaphrodisme rudimentaire glandulaire par exemple, tel que celui du Triton de La Valette Saint-Georges, se traduit par l'existence d'un ovaire séparé du testicule et arrivé à un parfait développement. Une partie ovarienne aussi développée peut remplacer une partie du testicule sans en être nullement séparée ; il peut y avoir simplement quelques œufs bien développés disséminés dans le testicule ; ou simplement des cellules sexuelles qui auront commencé à se différencier en ovules.

IV

L'Hermaphrodisme chez les Amniotes.

Mammifères.

C'est surtout chez l'homme et les animaux domestiques que l'on peut relever des cas d'hermaphrodisme, car c'est seulement chez eux qu'un très grand nombre d'individus sont susceptibles d'être examinés par des hommes comme les médecins et les vétérinaires, dont l'attention est éveillée par les particularités anatomiques. Pourtant on trouve dans la littérature quelques cas d'animaux sauvages.

Geoffroy Saint-Hilaire indique que l'hermaphrodisme a été signalé chez les mammifères suivants : gibbon, chien, rat, loir, lièvre, cheval, âne, daim, chèvre, mouton, bœuf.

Mais il est probable que, même en dehors des facilités d'examen qu'offrent les animaux domestiques, la proportion des individus atteints d'anomalies de l'appareil reproducteur est plus considérable chez eux que chez les animaux sauvages ; tout le monde sait que la domestication a une influence très grande sur le fonctionnement des organes génitaux, influence qui peut

amener, par exemple, l'impossibilité de se reproduire, comme c'est le cas pour l'éléphant, ou au contraire, une plus grande plasticité pour les croisements, que l'on peut observer journellement parmi les oiseaux tenus en captivité.

Il y a du reste de notables différences, chez les diverses espèces domestiques, au point de vue de la facilité avec laquelle se développe l'hermaphrodisme. Il n'y en a que peu d'exemples chez les équidés, malgré la tradition d'après laquelle Néron se faisait traîner dans un char attelé de quatre chevaux hermaphrodites et, malgré un cas cité par Hunter, chez une ânesse; chez la chèvre, la vache, le mouton, il est au contraire fréquent, ainsi que l'on peut s'en rendre compte par la littérature et d'après ce qui m'a été confirmé verbalement par M. Huon, vétérinaire en chef des Abattoirs. Chez le porc, les exemples sont également assez nombreux.

Chez l'homme, les exemples abondent, car, on le conçoit, bien peu de cas intéressants passent inaperçus. C'est même en s'adressant à l'homme, que l'on peut établir le plus grand nombre de variétés, que l'on peut voir combien les cas peuvent être différents les uns des autres, au moins en ce qui concerne les degrés inférieurs de l'hermaphrodisme. Je n'entreprendrai pas de citer tous les faits qui pourraient être rapportés à un degré quelconque d'hermaphrodisme ; une pareille énumération resterait toujours incomplète et fastidieuse. On trouvera du reste des exemples nombreux dans tous les traités classiques, dans les dictionnaires de médecine, etc. Je veux considérer seulement les différentes formes que l'on peut rencontrer.

On ne connaît pas chez les mammifères de cas d'hermaphrodisme effectif, mais rien ne permet de supposer que la chose serait impossible, rien n'empêcherait les produits des deux sexes d'arriver à maturité et même d'être mis eux-mêmes en contact, à condition que les organes génitaux externes s'arrêtent à un type un peu inférieur de développement rappelant plus ou moins un cloaque. Cependant, il faut remarquer que, les glandes restant généralement voisines, il en résulte que l'une d'elles se trouve alors dans une situation anormale ; le fonctionnement peut se trouver empêché par ce seul facteur, comme il arrive pour le simple testicule ectopique.

Mais il existe des cas que nous pouvons ranger dans notre catégorie de l'hermaphrodisme potentiel, car il n'y manque réellement que le fonctionnement des glandes génitales. Tel est ce porc décrit par Reuter (85) dont les organes externes représentaient un exemple d'hypospadias. Un canal génital long de plusieurs centimètres se divisait en deux trompes enroulées plusieurs fois sur elles-mêmes ; la trompe utérine gauche était en relation avec un ovaire assez petit dont la zone corticale contenait des follicules de Graaf typiques. La trompe droite était en relation avec un organe que sa structure montrait bien être un testicule, avec des cellules intersticielles et des canalicules séminifères, dont le contenu était formé par un épithélium à cellules rondes, toutes semblables entre elles et par conséquent non encore différenciées. Au testicule, est annexé un épidydime qui se continue par un canal déférent longeant la trompe et le canal génital. On le voit, tous les organes essentiels de l'exercice d'une double

sexualité existent ici ; sans doute, il n'y a ni prostate ni utérus bien différenciés, mais on conçoit que le fonctionnement pourrait avoir lieu.

Le cas précédent se rapporte à un animal mâle d'un côté, femelle de l'autre. L'exemple cité par Guinard (90) se rapporte à l'hermaphrodisme bilatéral. Il s'agit d'un jeune animal de l'espèce caprine dont les organes génitaux externes étaient ceux d'une femelle avec un clitoris plus développé : le vagin, l'utérus, les trompes, les ovaires existaient normalement développés. Mais en outre il y avait dans la région inguinale deux autres glandes génitales qu'un examen microscopique montrait être des testicules atrophiés ; les canaux déférents étaient représentés de chaque côté par un cordon plein. Ce cas rentre encore dans la définition que j'ai donnée de l'hermaphrodisme potentiel ; tous les organes essentiels existent, mais ils ne sont pas développés au point de pouvoir fonctionner.

Il ne faut pas un grand changement pour arriver à la classe inférieure ; pour n'avoir plus à faire qu'à de l'hermaphrodisme rudimentaire : la chèvre décrite par Schnopfhagen (77) en est un exemple ; avec des organes génitaux externes femelles, avec un vagin, un utérus et une trompe gauche bien conformée, avec deux ovaires rudimentaires, on trouve deux testicules dont le droit est assez développé et le gauche tout à fait réduit ; il y a aussi dans la paroi du vagin des vésicules séminales, mais il n'y a pas de canaux déférents. Par conséquent l'un des appareils cesse d'être complet ; même si toutes les ébauches organiques arrivaient à leur plein développement, il n'y aurait pas d'hermaphrodisme effectif ; c'est donc bien de l'hermaphrodisme rudi-

mentaire que nous avons, mais d'un des degrés les plus élevés qu'il puisse revêtir. — Heppner (70) décrit un enfant hermaphrodite chez lequel manquent les canaux déférents et qu'il faut ranger tout à côté de la chèvre de Schnopfhagen.

L'hermaphrodisme rudimentaire tubulaire est beaucoup plus fréquent. Je fais du reste remarquer encore une fois qu'à partir de maintenant on n'a plus guère de renseignements sur la structure histologique des glandes génitales; ne présentant aucune particularité de conformation externe, elles n'ont pas attiré l'attention des anatomistes; à plus forte raison n'ont pas été étudiées les glandes des individus qui ne présentent aucune anomalie des voies génitales externes ou internes. Il faut décrire ici deux cas principaux : où bien on a à faire à un mâle chez lequel les voies génitales femelles sont plus ou moins développées, ou bien à une femelle avec des voies génitales mâles.

1° *Chez le mâle.* — Le degré le plus élevé est celui où l'on trouve de l'hypospadias, une fissure scrotale, des apparences plus ou moins nettes de féminisme dans tout l'habitus de l'individu et, avec cela, un vagin, un utérus avec des trompes bien développées. Reuter (l. c.) décrit deux porcs qui présentaient cette disposition d'une façon bien typique. — Il peut y avoir un degré un peu moindre, par exemple les cornes utérines ne pas se développer en trompes : c'est ce que l'on pourrait voir chez un cabri décrit par Guinard (93) l'utérus peut être plus ou moins développé. Au degré le moins élevé on a simplement une vésicule prostatique agrandie, formant une poche.

Presque toujours, dans ces cas où tous les organes

dépendant des canaux de Müller sont plus développés qu'à l'état normal, il y a aussi une constitution hermaphrodite des organes génitaux externes : il y a une corrélation dans la constitution des deux parties. Mais, il arrive parfois que le penis, le scrotum semblent conformés d'une façon normale, alors qu'il y a de l'hypertrophie de la vésicule prostatique et même un vagin, un utérus, des cornes et des trompes bien développées. Il arrive alors souvent que l'on trouve cet utérus et ces trompes dans le sac d'une hernie où ils ont été probablement entraînés au cours de la descente des testicules.

2° *Chez la femelle.*— Le développement anormal des canaux de Wolff chez la femelle est beaucoup plus rare que celui des canaux de Müller chez le mâle. Chez certaines espèces, telles que la vache, la chèvre, la truie, leur partie inférieure persiste et forme les canaux de Gartner. Je ne connais pas de cas où l'apparence normale des organes génitaux externes de la femme ait été accompagnée d'un semblable développement des conduits de Wolff. Il y a un cas très vieux, cité par Columbus, où une femme aurait présenté un clitoris très volumineux avec des canaux de Gartner. Crecchio (65) décrit les organes génitaux d'une femme qui possédait un clitoris très volumineux avec un uretère s'ouvrant près du frein, les grandes lèvres étaient très épaisses, au point de simuler un scrotum. De chaque côté de l'orifice vaginal débouchaient les canaux éjaculateurs. Et ce qui montre bien que, dans la grande majorité des cas, tout se tient dans l'appareil génital, c'est que les ovaires, examinés au microscope, ne présentaient que de rares follicules de Graaf en voie d'atrophie.

L'hermaphrodisme rudimentaire extérieur se relie aux formes précédentes par des gradations insensibles. L'hypospodias simple, la fissure génitale peuvent ne pas être considérés toujours comme de l'hermaphrodisme, car on peut y voir simplement des arrêts de développement; mais il n'en est pas moins vrai que nous cotoyons ici l'extrême limite; si, à ces caractères, s'ajoute un certain degré de féminisme, alors nous rentrerons bien dans l'hermaphrodisme; ainsi s'il y a de la gynécomastie, si les membres sont délicats, la face imberbe, la voix douce, les goûts féminins, j'estime qu'il y aura hermaphrodisme. Assurément la question ne pourra être tranchée que d'une façon un peu arbitraire : la gynécomastie seule, avec un habitus masculin, peut être une simple modification hypertrophique des mammelles, mais s'il s'y joint d'autres signes extérieurs, la cryptorchidie, l'hypospodias. je verrai là un des degrés les plus bas de l'hermaphrodisme rudimentaire. Du reste il est bien rare qu'une seule modification existe; presque toujours il y a réciprocité entre toutes les manifestations extérieures du sexe. Geoffroy Saint-Hilaire avait bien fait remarquer que, lorsque les organes génitaux externes prennent une ressemblance avec ceux de la femme, l'organisation entière se modifie dans le même sens et revêt un véritable caractère féminin, le larynx est peu saillant et la voix peu grave, la barbe est rare ou manque complètement, les mammelles sont volumineuses.

Pour les organes génitaux externes de la femme, les modifications que comporte l'hermaphrodisme sont inverses de ce qu'elles sont chez l'homme; chez celui-ci il y avait surtout arrêt de développement, chez la femme

ce sera de l'hypertrophie ; mais pas plus que l'arrêt de développement, l'hypertrophie ne saurait à elle seule fournir un critérium suffisant. Ainsi chez la femme il peut y avoir hypertrophie du clitoris, il peut y avoir soudure des bords du sillon génital de façon à former un canal uréthral ; des replis génitaux de façon à donner naissance à un sac scrotal ; descente des ovaires dans des diverticules péritonéaux des grandes lèvres ; toutes ces particularités de structure se relient par gradations insensibles à de simples vices de conformation et souvent elles sont isolées ; il n'y a pas alors de motifs suffisants pour les considérer comme cas d'hermaphrodisme. Cela pourra ne pas être non plus de l'hermaphrodisme si une femme entièrement bien conformée possède une quantité plus ou moins considérable de barbe. Mais si la malformation des organes génitaux externes est très complète, s'il s'y joint une atrophie des glandes mammaires, de la barbe, une voix forte, ou s'il y a des canaux de Gartner bien développés, comme dans le cas de Columbus, alors je crois que nous aurons certainement de l'hermaphrodisme rudimentaire.

On voit combien le problème est délicat à résoudre quand on se rapproche de ces degrés inférieurs ; la question est du même genre que celles qu'on peut se poser en clinique ; on ne peut qu'accumuler des présomptions, il n'y a pas de certitude absolue. Malgré tout, les cas que l'on peut rapporter à l'hermaphrodisme sont nombreux chez l'homme. Le commerce journalier avec nos semblables nous permet d'apercevoir les plus petites différences, et nous sommes en état d'apprécier les plus petites malformations ; aussi les cas

les plus légers de bisexualité, s'ils peuvent être discutés, ne peuvent guère échapper à notre attention. Chez les autres mammifères, au contraire, notre coup d'œil, peut-être insuffisamment exercé, ne nous laisse pas juger aussi facilement les petites modifications; on comprend alors pourquoi nous nous trouvons beaucoup moins documentés à leur égard.

OISEAUX ET REPTILES

Nous sommes bien pauvres en données sur l'hermaphrodisme des oiseaux et des reptiles.

Chez les oiseaux domestiques qui, comme les poules et les canards, présentent un dimorphisme sexuel très accentué, on voit souvent des femelles se rapprocher plus ou moins des mâles par leur aspect extérieur. Mais on connaît peu de cas d'individus qui aient présenté une combinaison plus ou moins complète des organes génitaux propres aux deux sexes. Tichomirow (88) a observé quatre poules et une canne, chez lesquelles l'aspect extérieur était celui de mâles et qui possédaient, en plus d'un appareil génital femelle complet, des canaux excréteurs mâles. L'ovaire montrait un épithélium germinatif bien développé et des cordons médullaires, mais sans cellules sexuelles différenciées.

M. Weber cite le cas d'un pinson gynandromorphe qui portait la livrée femelle à gauche, la livrée mâle à droite; il y avait un ovaire à gauche, un testicule à droite (90).

Jaquet (95) a publié l'observation d'un mâle de *Lacerta agilis* qui, à côté de son appareil génital mâle, possédait de chaque côté un oviducte bien développé, qui s'ouvrait en avant dans la cavité générale et en arrière dans le cloaque; on ne voyait pas d'ovaires.

V

L'hermaphrodisme chez les Amphibiens

Les amphibiens sont certainement les Vertébrés dont l'hermaphrodisme a été le mieux étudié au point de vue histologique ; c'est qu'il est relativement fréquent chez ces animaux et comme ils sont répandus dans tous les laboratoires, qu'ils sont manipulés couramment par tous les biologistes, les cas d'anomalie dans la constitution de leurs organes sexuels ont bien des chances de ne pas passer inaperçus et d'être examinés en détail. Mais il faut distinguer chez ces animaux deux ordres de faits. D'une part, dans les différents groupes, on peut rencontrer une disposition anatomique qui est une anomalie pour l'espèce ; c'est un hermaphrodisme exceptionnel dû à une déviation dans la marche ordinaire du développement des organes. D'autre part, les mâles des diverses espèces de crapauds possèdent à l'état normal un corps spécial situé à la partie antérieure de leurs glandes génitales et connu sous le nom d'*organe de Bidder* ; la constitution de ce singulier organe le rapproche d'un ovaire et certains auteurs pensent que l'on est en droit de considérer le crapaud comme normalement hermaphrodite. Je m'occuperai

d'abord des cas exceptionnels d'hermaphrodisme qui, s'adressant à un plus grand nombre de groupes ont un caractère plus grand de généralité. Je reviendrai ensuite sur l'organe de Bidder.

La bisexualité semble plus rare chez les Urodèles que chez les Anoures. Knappe (86) parle incidemment de coupes de testicules de salamandre dans lesquelles on voyait des spermatozoïdes se former à l'intérieur d'un follicule d'œuf. — La Valette Saint-Georges (95) décrit un cas chez le triton ; l'aspect extérieur de l'individu était mâle, les testicules, en pleine spermatogénèse occupaient leur position normale ; sur le côté externe de chacun d'eux était un ovaire dont les œufs, à différents états de développement, ne renfermaient pas de chromatine ; le stroma conjonctif du testicule passait sans transition à celui de l'ovaire ; il n'y avait pas d'oviductes.

Les observations faites sur les grenouilles sont au contraire très nombreuses ; elles sont surtout relatives à *Rana temporaria* ; cependant l'observation de *Friedmann* se rapporte à *Rana viridis*. C'est surtout la constitution bisexuelle des glandes génitales qui a frappé les auteurs ; il n'y a que peu de cas où seuls les conduits génitaux aient montré un caractère hermaphrodite. C'est ainsi, par exemple, qu'une observation de Marshall (84) se rapporte à un mâle (son individu A) qui possédait un oviducte contourné avec des segments utérins. Les coupes montraient le testicule normal, sans œufs. Chez un autre mâle (C) décrit par le même auteur, le testicule et le canal déférent étaient absents à gauche. Il n'y restait donc

que le canal de Müller qui pouvait alors caractériser ce côté comme femelle. Deux cas de Sumner (74) chez *R. virescens* sont fournis par des individus mâles dont les oviductes étaient bien développés ; mais il n'y a pas d'étude histologique des glandes. Donc sur quatre cas l'examen microscopique n'a été fait qu'une fois ; sans doute on n'a pas constaté d'œufs ; mais nous ne savons pas si un examen minutieux fait avec les méthodes actuelles n'aurait pas fait connaître des détails qui auraient pu s'expliquer par les données nouvelles sur le développement des produits sexuels et des formes tératologiques diverses qui peuvent apparaître en cours de leur évolution.

Loisel (1901) décrit une grenouille femelle qui présentait tous les caractères sexuels secondaires du mâle ; les organes femelles sont mal développés ; l'ovaire gauche est petit et les ovules n'y sont pas développés ; il est envahi par une formation noire ; à droite l'ovaire n'existe plus.

Dans les autres cas, au contraire, une seule ou les deux glandes génitales sont hermaphrodites. Les auteurs décrivent l'état qu'ils ont sous les yeux en disant que l'on rencontre des œufs dans le tissu du testicule. C'est dire également qu'ils considèrent ces animaux comme essentiellement mâles. Parfois, cependant, le tissu ovarien est plus développé et l'on distingue à l'*ovo-testis* une région ovarienne et une région testiculaire.

Balbiani (79) semble être le premier à citer la présence d'ovules complétement développés dans des coupes de testicules de grenouille. Pflüger (82), dans ses recherches sur les causes de la détermination du

sexe, a trouvé dans les testicules de 3 *R. temporaria* des follicules de Graaf entourés d'une enveloppe nucléée, un vitellus finement granuleux, une vésicule germinative entourée d'une membrane à double contour très net et des taches germinatives fortement réfringentes.

Bien des auteurs ont observé des formations analogues de glandes qui produisaient des éléments sexuels des deux ordres. Quelquefois les deux glandes sexuelles de l'individu sont ainsi modifiées. Marshall (l. c.) en cite deux cas : dans l'un (B) les testicules présentent de petites poches ovariennes et des œufs non murs disséminés dans le tissu. Dans l'autre (E) les ovules que l'on rencontre dans le testicule sont avortés graisseux. Dans l'individu de Smith (90), on trouve aussi de chaque côté une portion testiculaire et une autre ovarienne ; la première est plus développée à droite, la seconde à gauche. Latter (90) décrit un individu chez lequel les coupes montraient des œufs dans les deux testicules. Un mâle de Mitrophanow (94) possédait à l'extrémité antérieure de son testicule droit un lobe particulier de structure ovarienne et des œufs disséminés dans le testicule lui-même ; à gauche il n'y avait que des ovules douteux. Cole (95) étudie un individu qui possède à gauche un ovo-testis bien développé, constitué d'une petite partie non pigmentée, papilliforme, testiculaire, et d'une partie ovarienne fortement pigmentée, le testicule droit renferme un seul œuf normal. Friedmann (98) a trouvé une *R. viridis* adulte, chez laquelle les deux testicules renfermaient de grosses masses tout à fait semblables aux œufs de cette espèce.

D'autres fois, une seule des glandes génitales est hermaphrodite. Une femelle observée par Bourne (84) possé-

dait à gauche un ovo-testis qui contenait des spermatozoïdes mobiles et des œufs bien développés. Marshall (l. c.) a vu une femelle qui possédait à droite un ovo-testis dont la portion testiculaire prédominait ; dans la portion ovarienne on trouvait quelques œufs véritables et un plus grand nombre dégénérés. C'est à droite aussi qu'était l'ovo-testis d'un mâle ouvert par Kent (85) ; la portion ovarienne était située à la partie antérieure. Un exemplaire mentionné par Ridewood (88) possédait un ovo-testis à gauche. Hoffmann (84) a trouvé aussi une glande hermaphrodite, mais il n'indique pas de quel côté ; c'était un testicule qui renfermait de nombreux œufs rudimentaires répandus entre ses canalicules. Eismond (93) a aussi reconnu des œufs à différents états de développement chez un mâle dont il n'a étudié qu'un seul testicule.

Dans toutes ces observations, les auteurs présentent les individus en leur attribuant pour sexe celui dont les attributs sont prédominants chez lui. Parfois l'hermaphrodisme semble limité aux glandes sexuelles. Tel était le cas du dernier individu (E) cité par Marshall ; ses conduits sexuels étaient ceux d'un mâle, il possédait des vésicules séminales ; les canaux de Müller étaient normaux. L'individu de Bourne (84) au contraire était une femelle, les deux oviductes sont normaux, les uretères sont ceux d'une femelle ; on n'a pas trouvé de vaisseaux efférents. Friedmann (98) n'appelle pas l'attention sur la disposition des conduits génitaux ; comme il dit d'autre part que son exemplaire a tous les caractères d'un mâle, il est probable qu'il n'y avait pas de traces d'hermaphrodisme tubulaire. Nous rangerions donc tous ces exemples dans la catégorie de l'hermaphrodisme rudimentaire glandulaire.

Dans tous les autres cas, il y a une combinaison très irrégulière des canaux mâles et femelles. L'individu B de Marshall possédait des oviductes bien développés, des canaux efférents et une vésicule séminale; il y avait quatre ouvertures dans le cloaque. L'individu D, qui a seulement un ovo-testis à droite, possède des conduits femelles normaux. A droite il y a en plus des canaux efférents mais pas de vésicule séminale. L'exemplaire de Kent montrait du même côté que son ovo-testis, à droite, un oviducte enroulé bien développé, mais sans partie utérine ; du côté gauche, au contraire, le canal de Müller était rudimentaire. Il y avait des vésicules séminales et quatre ouvertures au cloaque. L'exemplaire de Ridewood avait les oviductes contournés et de vésicules séminales. L'individu décrit par Smith, possédait des deux côtés un oviducte assez large et enroulé avec une partie utérine. Il n'y avait pas de vésicules séminales ; il y avait quatre ouvertures au cloaque. Celui de Latter a des conduits mâles avec vésicules séminales ; le canal de Müller gauche est plus volumineux que d'habitude, mais il n'y a pas d'ouverture interne et seulement des traces d'élargissement utérin. Mitrophanow décrit à son exemplaire des vaisseaux efférents avec vésicules séminales et deux oviductes normaux bien développés. Chez l'individu de Cole, les canaux de Müller s'ouvrent dans la cavité générale à la base des poumons, comme chez les femelles ; celui de droite est plus rudimentaire ; ils possèdent tous deux une portion utérine pigmentée seulement à droite. Les vésicules séminales sont absentes ; il y a deux canaux efférents à gauche et trois à droite.

A mon avis la plupart de ces grenouilles peuvent être

considérées comme des hermaphrodites potentiels, car on pourrait fort bien concevoir le fonctionnement de leur appareil génital dans les conditions où il est développé.

Spengel (76) cite un cas de bisexualité chez *Pelobates fuscus* la moitié postérieure du testicule gauche était remplacée par deux poches ovariennes qui présentaient la pigmentation noire et la grosseur des œufs murs d'une femelle normale.

Le même auteur cite un exemple d'hermaphrodisme chez *Bufo cinereus*. Le phénomène est complètement indépendant de la présence d'un organe de Bidder. Il y avait de chaque côté, un testicule et un ovaire bien développés, surmontés chacun d'un organe de Bidder.

Knappe (36) a observé dix cas d'hermaphrodisme chez les crapauds ; dans chacun d'eux les ovaires et les testicules étaient surmontés d'un organe de Bidder ; ces animaux possédaient donc quatre organes de Bidder au lieu de deux.

On trouve aussi souvent chez les crapauds un commencement d'hermaphrodisme. Hoffmann (86) indique que, dans presque tous les testicules, on trouve entre les tubes séminifères, même chez des mâles complètement mûrs, de grands œufs rudimentaires en régression. Knappe confirme complètement cette observation chez *B. calamita* et *B. variabilis* et Friedmann a constaté le même fait chez *B. vulgaris* ; ces œufs ne sont pas seulement situés entre les tubes ; lorsqu'ils sont complètement indépendants de l'organe de Bidder ils peuvent être aussi intra tubulaires.

Je n'ai coupé qu'un petit nombre de testicules de

B. vulgaris et je n'ai pas eu la chance de rencontrer d'œufs intra-tubulaires, je n'ai trouvé que quelques petits œufs inter-canaliculaires, surtout à la périphérie de l'organe et dans sa région antérieure.

Je reviendrai dans un chapitre ultérieur sur les détails cytologiques qu'a pu fournir l'étude de ces différents cas d'hermaphrodisme et je vais maintenant m'occuper de cette singulière formation connue sous le nom de d'organe de Bidder.

L'organe de Bidder. C'est Rosel von Rosenhof (1758) qui a le premier décrit cet organe sans le confondre avec le corps adipeux. — Rathke (25), s'occupant du testicule du crapaud, décrit un disque situé à la partie antérieure; c'est assurément là l'organe de Bidder. — Jacobson (28) considère cet organe comme un ovaire rudimentaire; plus tard (42), revenant sur ce sujet, il dit que les animaux chez lesquels on trouve cet organe, sont des mâles chez lesquels se sont développées des parties sexuelles femelles; cet ovaire est en général d'un volume plus petit que le testicule, mais il peut le dépasser. — Bidder (46) aborde cette étude d'une façon assez approfondie. Chez *Bufo agua* l'organe est entouré de parois minces; le côté externe est recouvert du péritoine; l'intérieur présente des élévations à contours nets, remplies d'une masse jaune et qui contiennent un corps clair, circulaire, semblable à une vésicule germinative. Chez *B. vulgaris* cet organe a, au premier coup d'œil, une grande ressemblance avec un ovaire. Dans le testicule on trouve des capsules analogues plus petites remplies de spermatozoïdes; cet organe doit être considéré comme une partie dérivée

du testicule et qui sert de terrain préparatoire à la formation des spermatozoïdes. — Leydig (53) insiste encore davantage sur la similitude de ces capsules avec des œufs. — Wittich (53) montre que l'organe de Bidder de la femelle a la même structure que celui du mâle; il y a des capsules ovariennes contenant une masse de vitellus et des vésicules germinatives avec des nucléoles. La masse est primitivement homogène, puis de la graisse s'y montre et tout l'ovule s'accroît. Les capsules sont revêtues d'un épithélium plat; en outre l'auteur a observé la régression des capsules. — Spengel (76) ne trouve pas de cavité; l'organe se compose d'une masse de cellules dont la structure concorde avec celle des œufs ovariens; le noyau ressemble à la vésicule germinative d'un œuf. — Bourne (84) ne donne pas de détails histologiques. — Marshall (84) constate au contraire la présence d'une cavité cloisonnée par des trabécules conjonctifs. En fait, tout l'organe peut être considéré comme constitué de ces trabécules dont les mailles sont occupées par les œufs; les follicules sont revêtus d'épithélium. La description des œufs ressemble à celle qui a été donnée par ses prédécesseurs.

C'est à Knappe (86) que nous devons l'étude la plus complète sur l'organe de Bidder, sur sa structure et sur son développement. L'organe de Bidder ne se trouve que chez les vrais crapauds, chez les mâles pendant toute la vie, chez les femelles il entre en régression avant la maturité sexuelle: ainsi chez *B. calamita*, il disparaît la plupart du temps dans la deuxième année; chez *B. vulgaris*, il se détruit pendant l'hiver et, à sa place, s'en forme un nouveau au cours de l'été. —

L'organe de Bidder est situé au côté ventral du rein, entre le testicule ou l'ovaire en arrière et le corps adipeux en avant.

Au printemps, l'organe de Bidder est ridé, ratatiné; puis il grossit et il est dans son plus bel état à la fin de l'été; il peut alors être aussi gros que le testicule *(B. vulgaris)* ou le dépasser *(B. calamita)*. Sa couleur est rougeâtre ou orangée, comme celle du vitellus des œufs. Chez la femelle, l'organe de Bidder est toujours bien séparé des glandes sexuelles. Il en est de même chez les mâles de *B. vulgaris*; chez *B. Calamita*, il recouvre, à la façon d'une calotte, la partie antérieure du testicule; chez *B. variabilis*, il peut s'étendre sur toute sa face ventrale; ce n'est que chez les vieux mâles qu'il y a une séparation conjonctive des deux organes.

Je ne saurais laisser passer cette description de Knappe sans en rectifier quelques points; sans doute, chez une jeune femelle l'organe de Bidder est bien distinct de l'ovaire, mais c'est peut-être surtout la consistance différente des deux parties qui est cause de cet aspect, car, au point de vue histologique, le passage de l'une à l'autre se fait beaucoup plus progressivement, et sur des coupes on ne voit pas de limite bien tranchée. Je veux aussi faire remarquer que, chez les mâles, les rapports du testicule et de l'organe de Bidder varient beaucoup suivant les individus. Il peut y avoir une sorte de réciprocité entre les tailles de l'un et de l'autre; ainsi, j'ai trouvé un mâle chez lequel le testicule droit était complètement absent; il était remplacé sur toute sa longueur par un organe de Bidder en forme de cordon allongé; chez un autre mâle, le même testicule droit était réduit à un petit fragment, de structure histologi-

que tout à fait normale ; sur tout le reste de l'espace qu'il aurait dû occuper, il était remplacé par un organe de Bidder lobé et allongé. Quelquefois, le testicule et l'organe de Bidder ne sont reliés que par un mince pédoncule, d'autres fois, la partie antérieure du testicule est recouverte d'une calotte dont le tissu est semblable à celui de l'organe de Bidder. Au niveau de la région de contact des deux tissus, il y a toujours pénétration réciproque et l'on comprend que, dans ce dernier cas, le mélange est beaucoup plus marqué.

L'organe de Bidder est entouré d'un prolongement du péritoine ; souvent on voit sur les coupes une couche double en rapport avec la néoformation des capsules. Le stroma contient des cellules, pour la plupart polygonales, rarement fusiformes ; leur noyau contient un ou deux nucléoles. Il y a aussi des cellules contenant des granulations graisseuses ; il est difficile de reconnaître l'origine de ces cellules. Chez les jeunes, il n'y a pas de cavité ; elle se montre seulement en rapport avec les capsules ovariennes. Chez les femelles, on voit souvent une communication de la cavité de l'organe avec celle de l'ovaire.

Les capsules sont très nombreuses, pressées les unes contre les autres dans le stroma ; rondes d'abord, elles deviennent ensuite polyédriques par pression réciproque ; elles dépassent rarement 75 μ ; la taille de 300 à 500 μ est exceptionnelle. Le follicule se compose d'une gaine conjonctive et d'un épithélium à cellules hexagonales ; le protoplasma est clair dans la jeunesse, il se remplit ensuite de granulations, surtout à la région externe ; la vésicule germinative est visqueuse et fluide ; elle renferme des nucléoles à situation et à forme variables, doués de mouvements amiboïdes.

Wittich avait reconnu que le développement s'effectue comme celui d'un ovaire. Knappe étudie ce développement en détail. Les cellules sexuelles primitives se multiplient un certain nombre de fois; elles se multiplient d'abord davantage à la partie antérieure de la bandelette sexuelle, qui est ainsi rendue plus épaisse. A la fin, les produits de cette multiplication ne s'isolent plus dans des capsules séparées, mais forment des nids. Les noyaux subissent alors un certain nombre de modifications; ils deviennent d'abord très colorés et étoilés, avec de grosses granulations; puis leur bord s'arrondit de nouveau, tandis qu'un réseau apparaît à leur intérieur. Après cela, ils prennent l'aspect muriforme, leur bord devient dentelé et ce processus aboutit à une division complète indirecte. Dans ce qui sera l'organe de Bidder, l'un des noyaux s'accroît davantage; les autres sont rejetés à la périphérie, entourés d'une petite masse de protoplasma et constituent l'épithélium folliculaire. L'organe de Bidder se régénère à la façon d'un ovaire, par un processus analogue à celui que suit son développement. On trouve, au printemps, au-dessous de la surface péritonéale, de grandes cellules homologues des cellules sexuelles.

Chaque année, à l'automne, l'organe de Bidder entre en régression. Jacobson avait déjà vu que les œufs ne sont pas fécondables, mais dégénèrent. Wittich en étudia le mécanisme microscopique et signala la formation d'un pigment fin dans les capsules. D'après Knappe, la régression peut s'opérer de plusieurs façons : A, par migration de cellules de la granulosa ; B, par pigmentation ; C, par vascularisation liée à l'invasion des cellules de la granulosa ; D, par vascularisation et

pigmentation ; E, enfin, il semble que, dans certains cas très rares, des spermatozoïdes pourraient se former à l'intérieur d'un follicule ovarien.

Je n'ai pas étudié le développement de l'organe de Bidder chez les jeunes ; mais on peut observer, même à la fin de l'été, le processus de néoformation au niveau de la surface ; ce processus est absolument semblable, dans son essence, à celui de la néoformation de l'ovaire. Dans l'un et l'autre cas, les noyaux de l'épithélium sexuel peuvent se multiplier soit par mitose, soit par amitose ; ce dernier cas est de beaucoup le plus fréquent ; le protoplasma ne semble pas bien réparti en cellules autour de ces noyaux ; on a plutôt à faire à un syncytium ; à un moment donné, du protoplasma s'accumule plus manifestement autour d'un noyau de façon à former une cellule à cytoplasma clair ; le noyau devient aussi plus clair et bien nucléolé. La grosseur de la cellule et du noyau ainsi spécialisés est très variable : sa destinée immédiate est aussi variable : il peut lui arriver, quoique j'estime le cas peu fréquent, de se diviser par mitose (*fig. 6*) ; la division par amitose est, au contraire, fréquente ; le noyau prend des formes bizarres, contournées, lobées ; les nucléoles y deviennent multiples, et quand les lobes sont bien marqués chaque lobe possède son nucléole (*fig. 1*) ; c'est l'aspect auquel Knappe applique très justement l'épithète de *muriforme*. Mais je ne crois pas, comme l'indique cet auteur, qu'à un moment donné chaque lobe se sépare pour donner autant de noyaux. Je crois que, la plupart du temps, chaque noyau se divise seulement en deux ; chacun des noyaux filles peut ensuite s'accroître et se diviser à nouveau. Il peut

ainsi se former ou ne pas se former des nids cellulaires ; en tous cas, les cellules finissent par se séparer les unes des autres et, au moins à l'état adulte, les éléments épithéliaux s'insinuent entre elles de façon à former l'épithélium folliculaire, ce qui est pour ce dernier une origine un peu différente de celle que lui attribue Knappe chez la larve. Ces cellules à noyaux muriformes peuvent dégénérer directement à un moment quelconque ou bien leur protoplasma peut subir la transformation qui les rapproche des jeunes ovules. Mais pour pouvoir se développer régulièrement, il semble que les cellules muriformes doivent passer par les importantes modifications dont le point principal est connu sous le nom de phase de *synapsis* et auxquelles les auteurs récents attribuent une valeur considérable et très générale au début de l'évolution des produits sexuels. Je crois du reste que les transformations peuvent commencer sur des noyaux muriformes qui se sont ou non divisées et même sur des noyaux qui ne sont pas encore devenus muriformes. Le noyau devient extrêmement chromatique et d'aspect très granuleux (*fig. 2*), puis toute cette masse chromatique se rassemble en un grumeau (*fig. 3*) en même temps que la membrane nucléaire disparaît et que le protoplasma devient absolument clair ; un peu plus tard, on commence à voir un peu plus distinctement dans ce noyau, on y distingue une structure filamenteuse serrée (*fig. 4*) ; puis la membrane se reforme, les filaments chromatiques deviennent plus épais et forment un peloton lâche ; le protoplasma de la cellule devient très distinct et très granuleux (*fig. 5*). Enfin les filaments chromatiques se résoudront peu à peu en un réticulum cytoplasmique et des nucléoles.

Les différentes phases parcourues par les noyaux sont exactement les mêmes dans l'organe de Bidder et dans l'ovaire. Les cellules de l'organe de Bidder ne sont donc pas de simples cellules sexuelles primordiales hypertrophiées, mais elles parcourent tous les stades de l'un des moments les plus importants de la vie des éléments génitaux.

La constitution des grandes cellules de l'organe de Bidder est absolument semblable à celle des œufs ovariens ; les vésicules germinatives des unes et des autres sont tout à fait analogues; les nucléoles sont aussi nombreux et irrégulièrement distribués. Sur une coupe des organes génitaux d'une jeune femelle, intéressant à la fois l'ovaire et l'organe de Bidder, on peut juger des très petites différences qui existent entre les deux; parmi les nucléoles des cellules du corps de Bidder, on en trouve peut-être un peu plus d'irréguliers, un peu plus qui sont formés de deux substances acidophile et basophile; on en trouve aussi un plus grand nombre qui commencent à se gonfler et passent, par divers intermédiaires, à la dégénérescence magmatique telle que Carnoy et Lebrun (97) la décrivent dans les ovules de divers batraciens; mais les diverses formes de résolution *par irradiation, étoilée* ou en *goupillon* qui sont aussi figurées par ces auteurs, me semblent être absolument les mêmes dans l'ovaire ou le corps de Bidder.

Wittich et Knappe considèrent la pigmentation des cellules de l'organe de Bidder comme un processus de dégénération. Je ne sais pas s'ils sont bien dans la vérité. L'état pigmenté du corps de Bidder est en somme sa principale particularité ; si l'on considère

que la plupart des cellules se pigmentent avant de montrer aucun autre phénomène de régression, si l'on songe que la pigmentation des œufs est un phénomène tout à fait normal dans l'évolution des œufs ovariens, on est fortement enclin à penser que cette pigmentation est liée intimement à l'activité fonctionnelle de l'organe et que l'état pigmenté représente, pour ainsi dire, le point culminant de l'existence des cellules; c'est après l'accomplissement de cette fonction qu'elles entrent en régression; lorsqu'elle dégénère avant la pigmentation, la cellule n'a pas suivi le cours normal de son évolution. Sans doute, la pigmentation peut, pour certains œufs intra-ovariens ou intra-testiculaires, représenter un mode de dégénération; mais, ici, elle me semble avoir pris une valeur prépondérante.

Si nous envisageons de la façon qui vient d'être dite la signification du pigment, le mode principal de l'atrésie des follicules de Bidder devient la prolifération des cellules folliculeuses; lorsque la cellule est pigmentée, tous les éléments qui l'envahissent se bourrent de granulations qui forment de gros amas sombres et compactes. La vascularisation accompagne souvent l'envahissement des cellules de la granulosa et quelquefois même le précède. Mais, parfois aussi, le pigment disparait avant que la cellule ait été entamée par l'un ou l'autre de ces processus, le protoplasma en devient clair; le noyau devient indistinct; il semble y avoir une sorte de raréfaction de la substance. Dans le corps de l'organe de Bidder, les cellules folliculeuses, proliférées ou non, finissent par disparaître et il ne reste plus à la place de l'ancien follicule qu'un espace vide qui agrandit la cavité centrale de l'organe.

Un point important qui différencie bien l'organe de Bidder, de l'ovaire, c'est le groupement serré de ses cellules, toutes pressées les unes contre les autres, au point de devenir polyédriques et formant un organe dense au lieu d'avoir une structure lamelleuse comme l'ovaire. Mais la différence la plus importante et sur laquelle on n'a pas attiré l'attention, c'est l'énorme différence de vascularisation ; l'ovaire est, en somme,

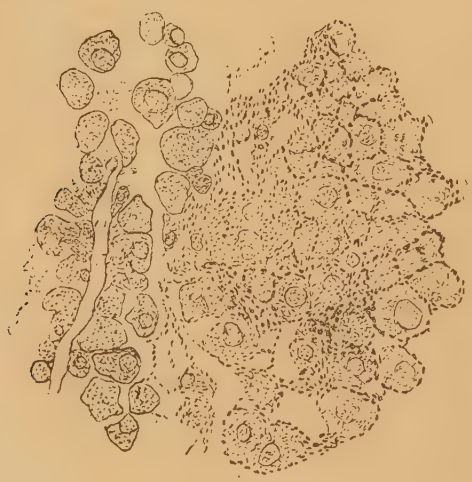

Figure 1.

un organe peu vasculaire ; l'organe de Bidder l'est à un degré extrême; son hile et sa cavité centrale sont abordés par d'énormes troncs vasculaires ; les ramifications de ces vaisseaux se répandent partout et chaque cellule est entourée d'un véritable réseau sanguin très dense (fig. du texte 1).

L'importance de cette vascularisation permet de penser, *à priori*, que l'on est en présence d'un organe extrêmement actif; du reste, les quelques expé-

riences physiologiques qui ont été faites, concordent absolument avec cette manière de voir; Policard (1900) a montré que l'ablation de l'organe de Bidder est bientôt suivie de mort; quelle est cette fonction? Nous l'ignorons encore complètement, malgré les hypothèses qui ont été émises; mais il est bien certain qu'on doit la rapporter à une sécrétion interne et je ne serais pas éloigné de croire qu'il y a quelque relation entre cette sécrétion et l'élaboration du pigment brun qui apparait en si grande quantité dans les cellules.

Quelle est la signification morphologique de ce singulier organe? Rösel von Rosenhof le considère comme une portion du corps adipeux. Rathke comme une partie du testicule; Bidder comme une portion du testicule qui aurait conservé les caractères de son premier développement. Leydig, tout en insistant davantage sur la ressemblance qu'il affecte avec un ovaire, a une opinion semblable à celle de l'auteur précédent. Spengel trouve que sa présence chez la femelle doit empêcher de le considérer comme un ovaire; le fait que chez les hermaphrodites les glandes mâles et femelles sont accompagnées chacune d'un organe de Bidder est encore un obstacle à le considérer comme un ovaire rudimentaire, cet organe sert bien plutôt à la nutrition. Jacobson, au contraire, y voit un ovaire rudimentaire; les animaux qui en sont porteurs sont hermaphrodites; ce sont des mâles chez lesquels se sont développées des parties sexuelles femelles. Hannover, par contre, ne considère pas la bisexualité des crapauds comme démontrée; mais pour O. Wittich l'organe de Bidder est bien un ovaire et l'on ne peut mettre en doute l'explication de Jacobson. La Valette Saint-George, Bourne,

se rallient à cette opinion; il en est de même de Marshall, pour lequel c'est un ovaire en dégénérescence graisseuse aux dépens duquel se nourrissent les glandes sexuelles ; ces animaux sont des sortes d'hermaphrodites, et du reste les canaux de Müller ne sont pas complètement dégénérés chez eux. Plus tard La Valette Saint-George confirme à nouveau sa manière de voir ; l'organe de Bidder est un ovaire incomplètement développé et non une masse de cellules nutritives aux dépens desquelles se formerait plus tard le nouveau tissu testiculaire. Knappe, malgré tous les faits intéressants qu'il a vus, en arrive à conclure que l'on ne connaît rien, ni sur la signification morphologique, ni sur le rôle physiologique. La structure est bien celle d'un ovaire, le mode de développement est le même, il ne faut donc pas voir seulement en cet organe un rôle nutritif. Le fait que l'on peut trouver de la spermatogénèse dans quelques capsules montre que ces capsules offrent les conditions de développement des éléments mâles aussi bien que des éléments femelles.

Il est bien certain que les expériences qui ont été faites, que l'intensité du courant sanguin qui le traverse, que les alternances de dégénération et de régénération sont autant de preuves de l'importance du rôle physiologique de cet organe; quel est ce rôle ? Nous ne le connaissons pas; il est certain que ce n'est pas la production directe d'éléments reproducteurs. Mais quelle que soit notre incertitude au sujet de la fonction physiologique actuelle, nous ne devons pas nous interdire d'avoir une opinion sur la valeur morphologique de l'organe et il me semble bien qu'à ce point de vue on peut émettre une interprétation satisfaisante.

L'organe de Bidder, après avoir traversé une phase où il n'est pas encore différencié et où il ressemble à tous les organes sexuels jeunes se développe peu à peu à la façon d'un ovaire; cette identité se continue pendant longtemps et les cellules évoluent tout à fait à la façon de jeunes œufs. L'évolution en œufs de ces cellules va beaucoup plus loin que celle de nombreuses cellules dont nul ne songe à contester la signification sexuelle femelle dans des organes que tout le monde tient pour hermaphrodites; qu'à un moment donné leur développement s'arrête et qu'elles disparaissent par un mode quelconque de résolution, cela n'infirme nullement leur signification ovulaire. D'ailleurs les formes de dégénérescence de ces cellules sont semblables à celles de l'atrésie des œufs ovariens. Je pense donc que l'on ne peut s'empêcher d'admettre l'homologie de l'organe de Bidder avec une portion ovarienne.

Il me semble aussi que son absence même, chez les femelles en pleine activité sexuelle, est un argument de plus en faveur de cette thèse; quel que soit le rôle physiologique de ses éléments, si ce rôle est en rapport avec des phénomènes d'évolution et d'involution ovulaires, il sera également accompli par l'ovaire lui-même dans lequel de nombreux éléments n'arrivent pas à maturité, par conséquent l'organe de Bidder disparaîtra ou se confondra complètement avec le reste de l'ovaire. Il serait difficile de croire qu'une fonction aussi importante que celle que remplit ce corps puisse être supprimée uniquement chez des femelles adultes.

Avons-nous donc à faire chez les crapauds à des hermaphrodites ? La fonction de l'organe de Bidder,

spéciale aux crapauds ou tout au moins localisée seulement chez eux dans un corps spécial, est certainement d'origine secondaire chez les amphibiens. Or, nous avons indiqué que des œufs peuvent se développer dans le testicule de ces amphibiens ; chez certains d'entre eux, le cas est très fréquent ; chez les crapauds c'est presque un phénomène normal. C'est là de l'hermaphrodisme rudimentaire. Or, ces œufs n'arrivent jamais à maturité, subissent un certain nombre de modifications et dégénèrent. Si ce phénomène devient suffisamment constant, on conçoit aisément que l'utilisation par l'organisme des produits élaborés par ces éléments devienne une fonction normale pour l'espèce ; de là à la localisation du phénomène en une région déterminée de glandes sexuelles, il n'y a qu'un pas. C'est, si j'ose m'exprimer ainsi, *une sorte d'hermaphrodisme rudimentaire dévié et régularisé.*

VI

L'hermaphrodisme chez les Poissons

La bisexualité des différents groupes de vertébrés inférieurs que l'on réunit souvent sous la dénomination de poissons excite notre intérêt à différents points de vue. D'une part, en raison de la situation inférieure de ces animaux et de la plasticité plus grande que leurs organes doivent montrer en conséquence, il est probable *a priori* que l'hermaphrodisme doit être assez fréquent et se manifester par des modes très variés de structure. D'autre part, l'absence de rapports chez certains groupes de poissons entre les voies urinifères et les glandes génitales permet d'avoir presque uniquement en vue chez eux la bisexualité des glandes génitales. Enfin, c'est par l'étude de ce groupe que l'on peut se faire une opinion sur l'origine primitive ou non de l'hermaphrodisme des vertébrés.

L'hermaphrodisme des poissons osseux est connu depuis longtemps puisque déjà Aristote pensait que le serran peut concevoir de lui-même et que, parmi les individus de l'espèce, il est douteux qu'il y ait des mâles et des femelles, car tous ceux que l'on pêche portent des œufs. Mais c'est seulement dans les temps

modernes que l'on a eu des notions plus précises sur l'état de ce poisson et d'un certain nombre d'autres ainsi que sur l'apparition anormale de la bisexualité chez beaucoup d'espèces. Il faut en effet distinguer chez les poissons deux ordres de cas : il y a des poissons où l'hermaphrodisme est constant ; il y en a d'autres chez lesquels il est encore assez fréquent et disposé de telle sorte qu'il puisse être considéré comme normal ; enfin il y a des poissons qui sont hermaphrodites d'une manière tout à fait exceptionnelle. Il est possible que toute espèce de poisson puisse, à un moment donné, produire un individu anormalement constitué, qui présente un degré plus ou moins marqué de bisexualité. Pour la plupart des espèces pareil fait doit être rare et a échappé à notre observation. D'autres espèces, au contraire, ont une tendance marquée à présenter ce genre de malformation ; elle est fréquente chez les Gadidés, les Clupéidés. Il est certain qu'il n'y a presque qu'une question de degré entre l'état que l'on trouve chez ces espèces et celui où l'hermaphrodisme est normal quoique non constant. Je vais m'occuper d'abord des cas où la bisexualité n'est qu'une anomalie, car je n'ai ici à rapporter que les observations de divers auteurs ; j'insisterai beaucoup plus longuement sur les autres qui se prêtent bien mieux à une étude sérieuse.

L'hermaphrodisme exceptionnel des Poissons. — Les auteurs qui ont décrit quelque cas d'hermaphrodisme ignorent souvent les travaux similaires antérieurs. Mais Max Weber (34) a pris la peine de réunir toutes ces observations éparses, pour donner une

idée générale du sujet. Je m'inspirerai beaucoup du travail de ce naturaliste, tout en y ajoutant les indications que j'ai pu trouver de mon côté.

Perca fluviatilis. — Yarrel (45) cite la possibilité de l'hermaphrodisme chez cet animal. — Halbertsma donne la description d'une perche hermaphrodite. — Max Weber (84) en a examiné un exemplaire de 23 centimètres de longueur; cet individu possédait un ovaire médian, comme c'est l'habitude avec des œufs avancés ; l'extrémité libre en était coupée obtusément et là commençait un testicule d'apparence normale réuni à l'ovaire par un court canal.

Scomber scomber. — Malm (77) cite deux cas d'hermaphrodisme chez le maquereau ; dans les deux cas, il y avait de chaque côté une masse glandulaire représentant un testicule dans sa partie antérieure et un ovaire dans sa partie postérieure. — Day cite un cas observé par Couch; il y avait un lobe de laitance entre les lobes ovariens ordinaires. — Stewart (92 *bis*) en décrit un exemplaire : l'ovaire droit est bien développé; sur toute la longueur de son bord dorsal s'étend un testicule qui empiète un peu sur la surface externe et un peu plus sur l'interne; la partie postérieure de la surface interne de l'ovaire, sur une longueur de 15 millimètres, a la structure du testicule ; l'ovaire gauche, un peu moins long, donne attache sur son bord dorsal à un testicule; les œufs et les spermatozoïdes sont bien développés.

Labrus mixtus. — Day en cite un cas observé par Couch.

Salmo trutta. — Stewart (92) décrit une truite hermaphrodite; c'est le premier exemple d'hermaphro-

disme chez les Salmonides. Ce cas est d'un grand intérêt parce que c'est le seul cas connu d'hermaphrodisme anormal dans lequel on ait pu constater, d'une façon irréfutable, le fonctionnement simultané des deux sortes de glandes sexuelles. *A deux reprises différentes, l'individu en question a pondu des œufs mûrs qui, complètement isolés, se sont développés.* La glande génitale droite semblait entièrement de nature ovarienne et de gros œufs faisaient saillie à sa surface. Un tube délicat de 73 millimètres de long, attaché à la paroi centrale de la vessie natatoire, s'étendait de l'extrémité postérieure de la glande au sinus urogénital. La glande génitale gauche était remplacée en partie par une portion testiculaire; en arrière, la partie testiculaire se confondait avec l'ovaire ; la forme du testicule était celle d'un prisme triangulaire. Le tube excréteur gauche était semblable à celui de l'autre côté. La disposition de ces conduits génitaux était bien celle d'un mâle. L'auteur pense que c'était un mâle dont la plus grande partie des glandes génitales s'était transformée en ovaire.

Esox lucius: — Réaumur (1737) cite un cas d'hermaphrodisme unilatéral.

Cyprinus carpio. — Des cas ont été cités par Schwalbe et Morand Bloch cite deux exemples : dans l'un il y avait deux ovaires dont l'un était interrompu par du testicule. Yarrel rapporte également une observation. Jöckel mentionne un cas qu'il a mal examiné ; plus tard il vit un individu de *Leimer* (carpe stérile) dans laquelle il y avait de petites parties d'ovaire et de testicule. — Ecker (66) a décrit deux individus ; les deux fois il y avait d'un côté un ovaire bien développé et de l'autre un ovaire et un testicule.

Clupea harengus. — Yarrel (l. c.) montra à la Zoological Society un hareng bien développé qui portait un lobe femelle d'un côté et un lobe mâle de l'autre. Valenciennes parle de l'hermaphrodisme comme étant assez commun chez le hareng ; il l'a observé lui-même deux fois. Malm (77) décrit deux cas ; dans l'un, il y avait d'un côté un testicule et de l'autre un ovaire et au testicule étaient annexées deux petites masses ovigères. L'autre hareng possédait d'un côté un testicule et de l'autre un ovaire. C. Vogt (82) décrit aussi un animal de cette espèce hermaphrodite : d'un côté, il y a au milieu une partie ovarienne, en avant et en arrière une partie testiculaire ; de l'autre côté, il y a au milieu une partie testiculaire, en avant et en arrière, de l'ovaire. Dans le spécimen étudié par Smitt (82) les glandes ont l'aspect et les conduits excréteurs de testicules normaux mais leur partie médiane renferme des produits sexuels femelles. Il en était de même chez un exemplaire de Smith (70). Pidgeon (98) signale également un cas d'hermaphrodisme chez le hareng.

Gadus morrhua. — La morrhue est souvent hermaphrodite ; il y a longtemps que l'on en connait des exemples. Leuwenhoek (1688) en cite deux cas : l'ovaire était relié à un testicule, mais le poisson ne pouvait probablement pas se féconder lui-même, car la laitance était mûre, alors que les œufs ne l'étaient pas encore. J. Baster (61) a eu aussi en sa possession une morrhue hermaphrodite ; le testicule occupait la partie inférieure d'un ovaire très petit. D'après cet auteur, l'équipage trouvait souvent des morrhues hermaphrodites. Yarrel rapporte que la morrhue peut-être hermaphrodite. Worm (45) dit en avoir reçu un exemplaire. Hal-

BERTSMA rapporte que le Dr Herklots a examiné une morrhue hermaphrodite et a trouvé nettement des spermatozoïdes. SMITH (70) en a observé deux cas : l'un des poissons avait à l'extrémité postérieure de l'ovaire droit un testicule plurilobé ; il n'y avait pas de communication entre ces deux organes. Il y avait un autre testicule réuni à l'oviducte par une membrane peu avant son ouverture ; cinq ouvertures conduisaient de ce testicule à l'oviducte. Enfin, il y avait un troisième testicule sur le côté gauche de l'ouverture de l'oviducte ; chez l'autre poisson il y avait un testicule unilatéral, postérieur et communiquant avec l'ovaire. MAX WEBER (84) décrit une morrhue chez laquelle les deux ovaires sont disposés comme à l'état normal ; mais à la partie postérieure de chacun d'eux existe un testicule plissé et crépu, muni d'un canal déférent qui va s'ouvrir d'autre part dans l'ovaire. Le testicule renferme des faisceaux de spermatozoïdes qui ne sont pas encore arrivés à maturité ; les œufs contenus dans l'ovaire sont à un degré qui correspond à peu près à celui des spermatozoïdes. HOWES (91) a disséqué un individu dont la constitution rappelait beaucoup celle du précédent ; mais il n'y avait de testicule que du côté droit. Le même auteur décrit aussi vingt autres exemplaires de la collection du R. College of Surgeons. Dans le premier, le testicule est à gauche seulement ; il est confluent avec l'ovaire sur une grande étendue du bord central postero-externe ; mais sa substance est graisseuse et dégénérée. Le second a un testicule du côté gauche, vers le milieu de la glande, la confluence a lieu par un large espace du bord postero-externe ; les spermatozoïdes sont mobiles et abondants. Le

troisième possède à droite un testicule relié à l'ovaire par un canal bien marqué. Le quatrième et le cinquième ont leur testicule à droite; un court conduit l'unit à l'extrémité antérieure de l'ovaire.

Gadus merlangus. — Marchant (1737) parle d'un hermaphrodisme unilatéral qu'il a rencontré chez cet animal. Yarrel (45) cite aussi le merlan parmi les poissons hermaphrodites; il en est de même de Bloch. Debierre (87) croit être le premier à signaler le fait d'hermaphrodisme chez ce poisson. Dans l'individu qu'il décrit, les glandes testiculaires sont volumineuses et occupent une position normale. En arrière et dans leur moitié inférieure se trouve une grappe jaune formée de deux lobes et qui est l'ovaire, composé d'ovules normaux. Les testicules renferment des spermatozoïdes. Le canal commun formé par les oviductes va se réunir au canal déférent commun et ce canal génital unique s'ouvre au sommet de la papille génito-urinaire.

Lota vulgaris. — Munter (87) a observé un cas d'hermaphrodisme chez ce poisson.

Solea vulgaris. — Yarrel se borne à signaler, sans plus d'explication, la possibilité de son hermaphrodisme.

En ce qui concerne les Ganoïdes cartilagineux, d'après Pallas l'hermaphrodisme s'observerait chez *Acipenser huso.* D'après Benecke (80), l'hermaphrodisme serait assez fréquent chez *Acipenser sturio.* On peut trouver chez cet animal les différentes combinaisons suivantes : 1° d'un côté l'ovaire, de l'autre le testicule ; 2° du même côté, en avant le testicule, en arrière l'ovaire ; 3° du même côté, en dedans le testicule, en dehors l'ovaire ; 4° du même côté, en haut le testicule, au-dessous l'ovaire ; 5° du même côté, en avant et en arrière du testicule, au milieu de l'ovaire.

Semper (76) a constaté chez *Hexanchus* femelle, à côté des différents follicules ovariens, des follicules testiculaires volumineux, qui diffèrent seulement des follicules normaux en ce qu'ils ne forment pas d'éléments séminaux. Hœck décrit une grande *Raja clavata* hermaphrodite. Il y a seulement un pterygopode à gauche ; à droite, il n'y a à sa place qu'un simple bourgeon. L'intérieur de l'animal était mal conservé ; on pouvait cependant reconnaître un appareil génital femelle complètement développé : ovaire, oviducte, glande de la coque et utérus ; chaque utérus renfermait un œuf. A gauche, il y avait en outre une glande génitale mâle pleine de spermatozoïdes.

Partant de ce qui est connu sur l'hermaphrodisme normal de la Myxine, J. Beard (93) s'est demandé si les lamproies ne présenteraient pas des particularités analogues, et il a examiné un testicule de *Petromyzon* ; il y a trouvé un ovule bien marqué, occupant environ 40 sections de 1/100 de millimètre. L'auteur ne peut pas dire si c'est un fait général, mais c'est cependant une observation importante, car la présence de cet ovule ainsi trouvé était présumée par l'auteur et parce que ce dernier la considère comme un appui à la théorie de l'hermaphrodisme possible des ancêtres des vertébrés. — Ward (97) signale également la présence d'un œuf dans le testicule d'une lamproie.

Les différentes espèces d'*Amphioxus* ont les sexes séparés. J'ai fait des coupes d'ovaires et de testicules sans trouver aucune trace d'un mélange des sexes. Mais cependant la règle peut présenter quelques exceptions. Langerhans (76) a trouvé dans de jeunes ovaires des cellules avec des queues de spermatozoïdes.

L'hermaphrodisme normal de certains poissons. — Bien qu'Aristote eut soupçonné l'hermaphrodisme du Serran, cette particularité n'a jamais été une notion très répandue. Pline répète l'assertion d'Aristote. Rondelet, rapportant ces opinions, dit que le serran est peut être à la fois mâle et femelle. Cavolini signale chez ce poisson la présence d'un organe en forme de bande ressemblant à de la laitance. Valenciennes admet aussi que cet organe est une laitance. Cependant Cuvier reste un peu sceptique et Duvernoy ne pense pas que le serran soit hermaphrodite. J. Müller (30) pouvait encore dire que « la séparation des sexes a été « réglée de telle manière que les vertébrés et les arti- « culés n'offrent aucune trace d'hermaphrodisme « normal ».

Il faut arriver à Dufossé pour trouver des données très précises sur la constitution de l'appareil génital des serrans et sur son fonctionnement. Dufossé (58) montra parfaitement que les trois espèces du g. *Serranus* que l'on rencontre sur nos côtes, *S. Cabrilla, S. hepatus* et *S. scriba*, sont toutes trois parfaitement hermaphrodites. Il donna une description anatomique très exacte des glandes sexuelles et de leurs conduits excréteurs. Il reconnut la structure histologique de la portion ovarienne et de la portion testiculaire et montra comment la simple pression de la paroi abdominale amène simultanément la ponte et l'excrétion d'un petit jet de sperme. Il put aussi voir ce phénomène se produire naturellement dans un cristallisoir, ce qui prouvait bien la possibilité de l'autofécondation de cet animal.

Quelques années plus tard il y eut un mouvement

d'opinion en faveur de l'hermaphrodisme possible de l'Anguille, dont le mode mystérieux de reproduction avait toujours intrigué les naturalistes. Balsamo Crivelli et Maggi (72) admettent que l'anguille est complètement hermaphrodite; elle possèderait deux ovaires symétriques et un testicule à droite seulement; la fécondation se ferait dans la cavité abdominale. — Pour Ercolani (72), ce n'est pas l'organe décrit par les auteurs précédents qui est le testicule; ce dernier est au contraire situé à gauche de l'intestin, ce testicule est graisseux dans les anguilles d'eau douce; il est actif ou contraire dans les anguilles de mer. Mais Syrski (74) remit les choses au point et montra que les anguilles ont bien les sexes séparés. Les ovaires ou les testicules ont la même situation ; les femelles sont plus grandes que les mâles. Les organes décrits par les auteurs précédents sont purement graisseux. Plus tard, Brock (78) étudia encore plus complètement les organes génitaux de l'anguille et leur développement, et aucun doute ne peut plus exister aujourd'hui au sujet de la séparation des sexes.

Syrski (76) montra que les serrans ne sont pas les seuls poissons normalement hermaphrodites; il fit connaître plusieurs espèces qui le sont constamment ou très souvent. Cet auteur divise les poissons normalement hermaphrodites en plusieurs catégories :

1° Constamment hermaphrodites : *S. cabrilla*, *S. hepatus*, *S. scriba*, *Chrysophrys aurata* ;

2° Presque constamment hermaphrodites : *Pagellus mormyrus* ;

3° Très souvent hermaphrodites : *Box salpa*, *Charax puntazzo* ;

4° Exceptionnellement hermaphrodites : *Sargus annularis, Sargus salviani ;*

5° Souvent des œufs dans le testicule : *Smaris alcedo, Ophidium barbatum, Centrolophus pompilius.*

Brock (78) s'occupe aussi de l'hermaphrodisme du serran ; il n'ajoute pas grand chose aux faits indiqués par Dufossé. Il modifie seulement quelques points de la description sur l'appareil excréteur du testicule. Il indique aussi que chez *S. cabrilla* les cellules cylindriques qui recouvrent les lamelles ovariques tapissent également la surface du testicule. Chez *Chrysophrys aurata* l'ovaire et le testicule sont à peu près également développés ; le testicule possède un hile profond dans lequel semble être engagé l'ovaire ; il est, comme chez Serranus, dans la paroi de l'ovaire ; le canal déférent est aussi plus développé, composé de cavernes allongées, à parois épaisses, situé entre l'ovaire et le testicule. — Dans un travail ultérieur, le même auteur (81), envisage la signification morphologique de la glande hermaphrodite. Tous les poissons hermaphrodites concordent en ce que jamais les lamelles ovariennes ne recouvrent le testicule. Pour Serranus, on peut considérer que, dans un ovaire téléostéen à canal central et à lamelles longitudinales, quelques lamelles s'écartent et du testicule s'y développe. Après l'enroulement de la lame génitale primitive, l'épithélium se différencie en mâle et femelle. Le canal déférent n'est qu'une formation en forme de fente de la paroi du *Hoden-Eierstock* et peut-être que le canal déférent n'est pas homologue de ce qu'il est en général chez les poissons osseux. Chez les Sparidés, il y a la complication que la paroi intermédiaire est conjonctive et que le

canal déférent s'y développe, mais c'est là un état secondaire, ce que prouve l'absence de lamelles ovariennes. Les sparidès hermaphrodites intermittents confirment le fait que les organes sexuels hermaphrodites revêtent le type femelle; quand il y a unisexualité ce sont toujours des femelles ; dans ce cas l'épithélium sexuel se développe tout en tissu ovarien. Chez les individus hermaphrodites l'ovaire n'est jamais mûr ; les hermaphrodites sont alors physiologiquement mâles.

Mac Leod (81) indique que chez les individus hermaphrodites de *Sargus annularis* le développement relatif des deux parties de la glande est variable ; la partie femelle est plus petite ou plus grande que la partie mâle. Chez *Sargus* (?) la limite entre la région mâle et la région femelle est très vague : des canaux séminifères se trouvent mêlés aux follicules de Graaf et réciproquement on trouve des follicules disséminés au milieu des canaux séminifères ; on trouve même des ovules placés à l'intérieur des canaux au milieu des cellules mères des spermatozoïdes dont ils diffèrent par leur dimension et leur coloration.

Je ne connais pas, depuis cette époque de travail sur l'hermaphrodisme normal, des poissons osseux. En revanche, le mode de reproduction de *Myxine glutinosa* a suscité des études très sérieuses et très complètes. W. Müller (75) considérait la myxine comme hermaphrodite.— Cunningham (86) attire l'attention sur le fait que le mâle de la Myxine est très rare ; sur des centaines de spécimens qu'il a examinés, il n'en a vu que huit ; aucun d'eux n'était mûr. Mais dans presque tous les exemplaires dont les œufs ne sont pas

mûrs, la partie postérieure de l'organe sexuel a la structure du testicule : cette partie testiculaire occupe environ deux pouces de longueur; sur un de ces exemplaires hermaphrodites, l'auteur a trouvé des spermatozoïdes et des cellules à différents stades de la spermatogénèse. Chez les individus dont les œufs sont bien développés, la portion testiculaire est absente. Il faut en conclure que la plupart des jeunes femelles sont hermaphrodites et que ces hermaphrodites peuvent se féconder eux-mêmes.— Nansen (89) reprit la question avec plus de précision. Les véritables mâles de Myxine sont en effet très rares ; les testicules se distinguent facilement ; chez les mâles ils sont plus développés à leur extrémité postérieure. Chez la plupart des exemplaires de 28 à 32 centimètres, la partie antérieure des organes génitaux est peu proéminente et contient des œufs petits et jeunes ; la partie postérieure, au contraire, est proéminente, lobée, blanchâtre, elle a l'aspect d'un testicule et c'en est effectivement bien un, en spermatogénèse. Ces individus doivent pouvoir remplir la fonction mâle. Dans les grands échantillons, on trouve un certain nombre d'œufs volumineux et bien développés, mais seulement dans la partie antérieure de l'organe génital. La partie postérieure, au contraire, est très rétrécie et ne porte pas d'éléments reproducteurs. En examinant des myxines de taille intermédiaire, on arrive à trouver toutes sortes de transitions entre les mâles hermaphrodites et les femelles bien développées. De l'exposé qui précède, l'auteur conclut que *Myxine glutinosa* est toujours à son état jeune un mâle et que plus tard elle se transforme en femelle. Jamais on ne trouve de

femelle ne présentant pas de trace de son premier état mâle. Il n'y a pas de relation constante entre l'étendue de la partie mâle et celle de la partie femelle. Il semble que les animaux doivent changer de sexe quand ils ont de 32 à 33 centimètres ; ce sont des hermaphrodites protandriques. Les véritables mâles ne seraient que des hermaphrodites modifiés, et il y a des transitions. L'auteur pense que les produits sexuels se développent d'une façon analogue dans l'un et l'autre sexe ; d'après lui, il est probable qu'à l'état tout à fait jeune chaque capsule testiculaire est formée d'une seule cellule ou spermatogonie entourée d'un épithélium folliculaire, analogue à ce que l'on voit dans un jeune œuf. Plus tard cette cellule se divise un certain nombre de fois et forme des spermatocytes ; chez quelques hermaphrodites on trouve, à la partie antérieure de l'organe reproducteur, quelques œufs mélangés à des capsules testiculaires.

Howes (91) se demande si l'on ne pourrait pas trouver dans les conditions de la production des poissons plus élevés quelques indices d'une tendance à rappeler l'organisation sexuelle de la Myxine. C'est ainsi que l'accès à la mer n'est pas indispensable, comme on le croyait autrefois à la maturation des glandes génitales du saumon; seulement les ovaires mûrissent plus tard que les glandes génitales mâles; celles-ci sont quelquefois actives chez les jeunes. Howes est d'avis que l'on ne doit pas rejeter l'opinion que c'est peut-être là, l'expression d'une tendance vers un hermaphrodisme régulier, comparable à celui de la Myxine. La même interprétation pourrait peut-être s'appliquer, d'après lui, à la découverte de Holt que, chez le maquereau, l'organe mâle mûrit tout d'abord.

Je n'ai malheureusement pu avoir à ma disposition que quelques unes des espèces indiquées par Syrski ; je n'ai pas pu, non plus, me procurer de Myxine. Mais ceux des poissons hermaphrodites que j'ai pu étudier sont assez abondants pour permettre un examen histologique sérieux.

Ainsi que l'indique Dufossé, les organes génitaux sont formés de deux sacs ovariens qui se réunissent à leur partie postérieure en un conduit unique ; celui-ci se rétrécit brusquement et se termine par un petit canal ; les lamelles ovariennes sont longitudinales et s'insèrent sur toute la surface interne de la cavité des ovaires. La partie testiculaire forme, au point de réunion des deux ovaires, une bandelette annulaire festonnée, peu saillante, si ce n'est au temps du frai, qui ceint de ses contours, le conduit unique à l'embouchure même des deux sacs ; au niveau des bords externes de chacun des deux sacs, la bandelette s'avance en formant une pointe vers la région antérieure. Cette bandelette est le testicule ; le tissu de celui-ci est compris dans l'épaisseur de la paroi ; les canaux excréteurs du sperme sont nombreux et forment un réseau à la surface du testicule ; vers sa partie postérieure, au moins chez *Serranus cabrilla*, ce réseau conflue en un canal éjaculateur unique qui s'abouche dans l'uretère.

Brock pense que l'on peut expliquer la formation de la glande hermaphrodite du serran par une différenciation secondaire en mâle et femelle de l'épithélium germinatif ; quelques lamelles ovariennes s'écartent et du testicule s'y développe. — Mac Leod dit que le testicule se comporte comme s'il était formé d'un certain nombre de lamelles ovariques modifiées.

Je crois que cette expression de Mac Leod ne s'applique pas très exactement aux faits, car le testicule n'a pas la disposition d'une lamelle de l'ovaire; sans doute, si on fait une coupe vers la partie antérieure de la région hermaphrodite, de façon à intéresser seulement les sommets de la bandelette testiculaire, le tissu de cette dernière se montre comme une seule ou deux éminences épaisses et assez basses qui font saillie dans la cavité de l'ovaire, entre des lamelles ; mais un simple coup d'œil sur l'ensemble de la glande montre que la conception de Dufossé est plus exacte et que le testicule est bien une bandelette circulaire mais irrégulière. Du reste la différenciation du tissu testiculaire s'est faite dans l'épaisseur de la paroi plutôt qu'à sa surface interne ; c'est une modification secondaire, d'une masse épaisse de cellules génitales. D'après Brock, jamais une lamelle ovarienne ne s'insérerait sur la surface interne des testicules, j'ai pourtant vu le fait se produire. Brock a montré que, chez *S. cabrilla*, les lamelles ovariennes et la surface interne du testicule sont recouverts d'un épithélium cylindrique élevé ; ce n'est pas le cas de toute la surface des lamelles ovariennes ou testiculaires, mais seulement de leur base. Ces cellules, comme je l'indiquerai dans un autre travail, sont différenciées pour jouer un rôle d'excrétion ; mais quelquefois quelqu'une d'entre elles est différenciée en un œuf peu évolué, et cela aussi bien au dessus de la surface de la lamelle ovarienne que de celle du testicule ; au dessus de ce testicule, l'épithélium est séparé du tissu génital mâle par une faible épaisseur de tissu conjonctif, semblable aux cloisons qui séparent les uns des autres les différents

lobules testiculaires. C'est que la différenciation de l'épithélium sexuel mâle se fait surtout dans la profondeur, tandis que celle des œufs a lieu surtout à la surface.

On admet, en général, que les tissus du testicule et de l'ovaire sont bien nettement séparés chez le serran; qu'on ne trouve, par exemple, jamais d'œufs dans la glande mâle; cela n'est pas absolument exact. Dans la région de passage d'un organe à l'autre, les limites sont peu précises; on trouve quelques œufs mêlés à des nids de cellules qui ont commencé à évoluer en spermatogonies. On peut aussi trouver quelques œufs engagés assez loin dans le testicule ou quelques cellules en spermatogénèse dans le tissu ovarien. Mais c'est à peu près tout ce qu'il y a de particulier dans les glandes génitales du serran. L'hermaphrodisme de ces animaux est tellement complet, a atteint une telle perfection que sa simple étude histologique offre peu d'indications au naturaliste qui veut en expliquer la signification biologique.

Je n'ai malheureusement pas pu, non plus, en étudier le développement d'une façon complète, n'ayant jamais eu à ma disposition de très jeunes individus. Brock dit n'avoir pas trouvé de traces de testicule chez un jeune *S. hepatus*, mais il est regrettable qu'il n'indique pas la taille de l'individu. Chez les plus jeunes serrans qu'il m'ait été donné d'observer, le testicule existait toujours; il n'était constitué que de grosses cellules sexuelles et de petites cellules folliculeuses, mais il était parfaitement différencié; par contre, les canaux déférents n'existaient pas encore. Ils se font plus tard, comme Brock l'a indiqué, par fissuration de la partie

externe de la glande, et, plus en arrière, de la paroi de l'oviducte. Mais, contrairement à l'opinion de cet auteur, je considère qu'il est l'homologue de celui des autres poissons osseux. Jungersen (89) a bien montré que, contrairement à la conception de Brock, le canal excréteur des glandes génitales et leur cavité ne se forment pas par l'enroulement d'une lame génitale primitive. La partie antérieure de la cavité de l'ovaire se forme par la fermeture d'un sillon qui apparaît sur la bandelette germinative. La partie postérieure, ainsi que tout le système excréteur du testicule se forment par fissuration du tissu glandulaire ou d'un épaississement cellulaire homologue qui le prolonge à sa partie postérieure. C'est bien par un pareil processus que se font les canaux excréteurs du sperme chez les serrans et ces canaux sont bien homologues de ceux des autres poissons osseux. Ils sont aussi homologues de l'oviducte. Ils se forment après coup, assurément ; mais chez les poissons à sexes séparés, les canaux déférents se forment aussi plus tard.

On peut prendre comme type de poissons hermaphrodites du groupe des Sparidés *Chrysophrys aurata*, qui présente cette particularité d'une façon constante. Brock avait déjà montré que le testicule et l'ovaire sont à peu près également développés. Le testicule possède un hile profond dans lequel semble être engagé l'ovaire ; mais, en réalité, il est, comme chez *Serranus*, situé de telle sorte qu'il puisse être considéré comme développé dans la paroi de l'ovaire ; les deux masses glandulaires sont séparées par une paroi fibreuse épaisse dans laquelle se sont creusés les canaux déférents.

Je n'ai pas de particularité histologique importante à signaler dans l'ovo-testis de cet animal. Les deux tissus, ovarien et testiculaire, ne présentent pas de mélange intime sur leurs confins; comme Brock l'avait fait remarquer, les lamelles ovariennes ne s'insèrent pas sur la cloison de séparation des deux parties de l'organe.

Pas plus que les autres auteurs, je n'ai jamais trouvé chez ces poissons des œufs et des spermatozoïdes mûrs chez le même individu. Brock admet que *Chrysophrys* est un hermaphrodite intermittent, mais il n'indique pas bien quelles sont les observations sur lesquelles il appuie son opinion. Il est difficile, à cause de leur prix élevé, de se procurer un nombre suffisant de ces animaux, pour se faire une idée ferme; il me semble pourtant que chez les jeunes individus, le testicule est déjà mûr, tandis que l'ovaire ne fonctionne pas encore ; les gros poissons, au contraire, ont plutôt l'ovaire mûr. Je serais donc disposé à admettre que la Dorade est un hermaphrodite protandrique, comme la Myxine ; je ne pense pas que l'on ait des raisons suffisantes pour être autorisé à admettre une succession plus compliquée d'états sexuels; mais, je le répète, je n'avance mon opinion qu'avec beaucoup de restrictions, parce qu'il faudrait examiner un plus grand nombre d'individus.

Tous les exemplaires de *Box salpa* que j'ai étudiés étaient hermaphrodites, alors que celui examiné par Brock ne l'était pas. Chez ce poisson aussi, la limite est assez nette entre l'ovaire et le testicule (fig. du texte 2). La séparation des deux tissus est ici très complète parce

que toute la partie centrale du testicule est occupée par des amas de petites cellules, des cellules à granulations pigmentaires et adipeuses, d'éléments dégénérés, et aussi par du tissus conjonctif. L'épithélium séminal forme donc une sorte d'écorce à l'organe. Ici aussi, je n'ai jamais trouvé les deux portions de la glande hermaphrodite mûres en même temps; par exemple, lorsque le testicule renferme des spermatozoïdes déve-

FIGURE 2.

loppés, les œufs contenus dans l'ovaire sont arrêtés à un certain stade qu'ils ne dépassent pas et où leur protoplasma subit la transformation vitreuse.

Je dirai pour *Box Salpa* ce que j'ai déjà dit pour *Chrysophrys*. Il me semble que chez les individus jeunes le testicule est en activité, tandis que l'ovaire ne fonctionne que chez les animaux plus âgés.

L'étude du développement des organes hermaphrodites de ces deux espèces n'est pas facile; on ne peut guère se procurer de très petits individus; les documents sont donc forcément incomplets. Mais la glande

sexuelle reste pendant assez longtemps à un état très peu avancé de différenciation et on peut, par suite, se faire une idée de la façon dont a lieu cette dernière.

Chez un individu assez jeune de *Box Salpa*, l'organe génital, encore bien loin de la maturité, était formé; sur sa section, d'une masse assez épaisse, triangulaire, bordant d'un côté un canal dont les autres parois

Figure 3.

étaient plus minces (fig. du texte 3). La masse triangulaire représente le futur testicule; le tissus entourant le reste de la cavité deviendra l'ovaire. On voit de grosses cellules différenciées en cellules sexuelles dans chacune de ces régions, mais elles y sont encore absolument identiques; c'est à peine si quelqu'une de ces cellules sexuelles de la région ovarienne est un peu plus volumineuse que les autres; on voit aussi, dans cette région, quelques plis à peine indiqués qui sont l'ébauche des futures lamelles ovariennes. Les cellules sexuelles de

l'ovaire ne se rencontrent guère que dans la paroi du canal qui est opposée au testicule : de même dans ce dernier, les cellules sexuelles sont surtout périphériques ; il n'y en a qu'un petit nombre disséminées dans la région centrale ; par contre, on trouve là un grand nombre de petites cellules, qui sont peut-être de même nature que les cellules folliculeuses, et du tissu conjonctif. Dans les parties où se trouvent les éléments sexuels on trouve de petits noyaux qui occupent les espaces laissés entre eux ; il est difficile de savoir si ces noyaux folliculeux appartiennent à des cellules ou sont plongés dans un syncytium.

Sur une dorade un peu plus âgée, l'une et l'autre partie étaient plus développées. Le testicule est entièrement formé de grosses cellules sexuelles que l'on peut considérer maintenant comme des spermatogonies, séparées les unes des autres par des éléments folliculeux ; les spermatogonies forment des amas séparés par des tractus conjonctifs. Quelques unes de ces spermatogonies ont donné naissance à des nids de cellules en voie de multiplication. Sur le pourtour du canal, le nombre des cellules sexuelles a beaucoup augmenté ; on n'en voit cependant qu'exceptionnellement une en voie de division. Elles ont commencé à se transformer en œufs : leur taille s'est accrue, leur vésicule germinative, leurs corps vitellin sont typiques. Les lamelles commencent à être bien indiquées et, par places, atteignent une hauteur très notable. Sur chaque bord de la partie ovarienne, en s'avançant vers les régions de la paroi qui avoisinent le testicule, les lamelles disparaissent, les cellules sont moins volumineuses et finissent par n'être plus que de simples cellu-

les sexuelles ; celles-ci, même, finissent par être éloignées les unes des autres et enfin disparaissent.

Ces faits permettent bien de voir que le jeune tissu testiculaire et le jeune tissu ovarien ne diffèrent au début en rien sous le rapport de leur structure. Chez les animaux dioïques, le tissu de l'ébauche de la glande génitale dite indifférente est identique chez les embryons mâles et femelles; ici, on voit que ces deux tissus n'en forment bien réellement qu'un seul ; la situation des glandes sexuelles futures varie seule, mais ce sont les mêmes éléments qui entourent la cavité de l'organe ou qui forment la petite masse triangulaire. On peut voir aussi que ce sont bien les mêmes cellules qui se transforment en éléments sexuels mâles et femelles : ce sont les grosses cellules qui évolueront immédiatement en prenant des voies différentes, de telle façon que les unes se transformeront en jeunes œufs ovariens tandis que les autres subiront toute la série des modifications et des divisions que comporte la spermatogénèse. De même les cellules folliculeuses de l'une et l'autre région pourront ultérieurement devenir à leur tour cellules sexuelles et se développer dans la même direction que celles de leurs voisines qui les ont précédées.

Tout ce que je viens de dire me semble être en opposition avec l'hypothèse de Prenant (92) d'après laquelle il y aurait une sorte d'inversion dans la valeur des éléments des glandes sexuelles ; les cellules sexuelles de l'ovaire correspondraient aux cellules folliculeuses du testicule, les cellules séminales seraient homologues des cellules folliculeuses de l'ovaire. Ce sont des cellules fondamentalement semblables qui produisent, par des mécanismes différents des ovocytes

ou des spermatocytes ; les cellules folliculeuses sont aussi équivalentes dans les deux formations.

Tandis que, chez les deux espèces précédentes, il y a une séparation complète des deux régions mâle et femelle, Mac-Leod indique que chez *Sargus* cette limite est beaucoup moins marquée. Je ne sais si cet auteur parle de *Sargus Salviani* qui était indiqué comme

Figure 4.

exceptionnellement hermaphrodite par Syrski. J'ai étudié *S. Rondeletti* qui me semble offrir des conditions analogues. Je n'ai eu que quelques individus tous hermaphrodites avec glandes génitales mâles mûres. Le passage de l'ovaire au testicule n'offre pas de limite tranchée ; des œufs plus ou moins développés se trouvent disséminés dans le tissu du testicule, d'autant plus abondamment qu'on se rapproche du hile de cet organe (fig. 4 du texte). L'expression de « tubes séminifères »

employée par Mac-Leod pour caractériser les formations que l'on rencontre dans l'ovaire me semble un peu exagérée, mais on trouve des amas de cellules qui, çà et là, ont commencé à manifester les premières transformations de la spermatogénèse. L'évolution doit aller encore plus loin, car on trouve parfois, isolée dans la cavité de l'ovaire, une tête de spermazoïde. Les exemplaires que j'ai examinés étaient tous physiologiquement mâles, aucun œuf n'était très développé et ceux qui l'étaient le plus étaient dégénérés.

Je ne sais si *Sargus Rondeletti* peut être considéré comme un hermaphrodite protandrique ou si les rapports des deux sexes sont les mêmes que je vais indiquer chez le poisson suivant.

J'avais pensé que l'on pouvait s'attendre à trouver des faits intéressants dans l'étude d'un poisson que Syrski appelle « exceptionnellement hermaphrodite », car, tout en ayant des chances de rencontrer des individus bisexués, il était probable que leur constitution ne serait jamais aussi parfaite que celle d'une dorade ou d'un serran. *Sargus annulatus* étant fréquent sur nos côtes, j'ai pu en étudier un bon nombre d'exemplaires.

Lorsqu'on ouvre un certain nombre de poissons de cette espèce, on trouve des mâles, des femelles et des hermaphrodites ; ces derniers me semblent un peu moins nombreux que les mâles ou les femelles ; je commencerai par l'étude de ces hermaphrodites.

Chacune des glandes génitales de ces individus bisexués est formée de deux parties allongées parallèlement et accolées sur une petite surface : l'une interne,

de section arrondie, est l'ovaire ; l'autre externe, de section à peu près triangulaire, est le testicule (fig. 5 du texte). Ces deux parties sont séparées par une cloison conjonctive plus mince que celle de la dorade et au niveau de laquelle sont développées les branches du canal déférent.

Figure 5.

Dans tous les organes hermaphrodites que j'ai examinés, la portion testiculaire était en pleine activité spermatogénétique. On trouve dans les différents points des cellules séminales à tous les stades de division ou de transformation. On y rencontre parfois, ainsi que l'indiquent Brock et Mac Leod quelqu'œuf rudimentaire dans le tissu du testicule, surtout au voisinage de la paroi de séparation d'avec l'ovaire ; mais le fait est beaucoup moins fréquent que chez *Sargus Rondeletti.*

Au début de la période annuelle d'activité sexuelle,

la partie ovarienne présente l'aspect d'un organe en voie d'ovogénèse normale ; on voit de jeunes œufs à tous les états de développement, mais ils ne dépassent pas une certaine taille ; les cellules folliculeuses sont encore aplaties à la surface des œufs.

A l'époque du frai, alors que le testicule est en pleine maturité, l'ovaire présente des œufs à tous les stades ; quelques uns sont entourés d'une *zona radiata* et d'un bel épithélium folliculaire cubique ; mais un bien plus grand nombre, de toutes les tailles, montrent toutes sortes de formes de dégénérescence. Pour les œufs un peu volumineux, le mode principal de désintégration se traduit par l'envahissement du protoplasma par des boules basophiles ou acidophiles ; l'épithélium folliculaire prolifère et finit par remplir tout l'espace autrefois occupé par l'œuf ; les cellules ainsi proliférées sont bourrées de boules qui s'étaient formées dans le protoplanna ovulaire ; puis peu à peu l'encombrement diminue dans l'ancien follicule ; certains des éléments envahisseurs dégénèrent à leur tour, mais au bout d'un certain temps la plupart redeviennent semblables aux premières cellules folliculeuses. La modification la plus fréquente pour les cellules qui sont restées peu développées est la suivante : le protoplasma prend un aspect granuleux, très opaque, se colore d'une façon extrêmement énergique par tous les colorants ; il semble cassant ; il est fendillé et fissuré ; l'œuf est ratatiné dans une loge trop grande. Le noyau ne renferme que quelques gros grains ronds dont les réactions colorantes sont les mêmes que celles du protoplasma : ce sont

des taches germinatives en régression. Ce mode de dégénérescence est le plus caractéristique et le plus répandu. C'est celui que présentaient les œufs de *Chrysophrys*, de *Box salpa*, de *Sargus Rondeletti* et que je considère comme une transformation vitreuse, malgré la difficulté d'établir une comparaison entre l'aspect d'éléments aussi volumineux et celui de cellules ordinaires.

Mac-Leod indique, nous l'avons vu, que le développement relatif des portions ovarienne et testiculaire est

Figure 6.

très variable ; on trouve aussi des individus qui ont seulement des testicules ou des ovaires. S'il s'agit d'un mâle un peu gros, à testicules très développés, l'examen microscopique de l'ensemble de l'organe est difficile. Je ne pense pas, cependant, que l'on puisse trouver les mêmes détails de structure que chez un mâle jeune. Chez celui-ci, la section du testicule a la forme d'un fer de lance ; le hile est occupé par une masse conjonctive qui s'avance en pointe dans la profondeur ; dans cette masse conjonctive sont creusées les larges lumières du canal déférent cloisonné. On trouve dans ce tissu

conjonctif des nids d'œufs très caractérisés à cet état que j'ai considéré comme de la dégénérescence vitreuse (fig. 6 du texte); rien n'est variable comme le groupement de ces œufs; parfois, sur une longue série de coupes, on n'en voit pas un seul ; d'autres fois il y en a un bon nombre sur une même coupe et cela sur une grande longueur du ruban.

Chez un individu hermaphrodite assez jeune, j'avais remarqué que le testicule n'arrivait pas jusqu'au som-

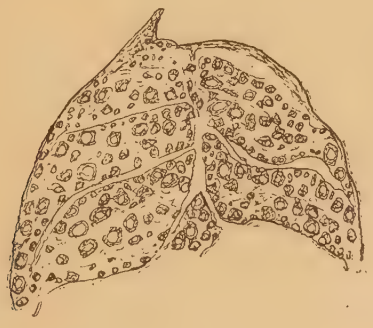

FIGURE 7.

met de la portion ovarienne de l'organe ; il se terminait en s'amincissant et ne formait plus, à sa partie supérieure, qu'une mince crête le long de la région externe de l'ovaire. Chez un autre individu, jeune aussi et femelle, chaque glande génitale présentait sur la plus grande longueur de sa partie externe une mince bandelette faisant saillie sous forme d'une très petite crête (fig. 7 du texte). Cet organe ayant été débité en coupes, je reconnus que cette crête était constituée de cellules à granulations, de cellules folliculeuses et cellules sexuelles primitives; quelques unes des cellules de la base étaient transformées en œufs dégénérés. Sur des

individus plus âgés cette trainée est encore plus réduite et même inconstante.

Par leur structure comme par leur situation les amas d'œufs dégénérés du hile testiculaire me semblent représenter l'homologue très réduit de l'ovaire des hermaphrodites. Il me semble que la crête des ovaires doit représenter aussi une partie testiculaire. Sans doute, au point de vue histologique, la chose est difficile à prouver ; on reconnait longtemps à l'avance qu'une cellule doit se différencier en œuf, car le cycle de ses transformations nécessite plusieurs années pour s'effectuer ; l'évolution des cellules sexuelles mâles est, au contraire, rapide. Mais la situation anatomique et l'absence de différenciation de ces cellules me semblent bien plaider en faveur de la valeur représentive de cette partie.

La description donnée par Mac-Leod des organes génitaux de *Sargus annulatus* se trouve complètee et généralisée. Non seulement l'une des parties peut être plus réduite que l'autre, mais cette réduction peut aller jusqu'à ne laisser que des traces très faibles, à peine différenciées et incapables d'arriver, avant de dégénérer, à un degré avancé de développement.

Mes observations sur *Sargus annulatus* ne me semblent pas favorables à l'opinion qu'il y aurait chez ce poisson une succession des états sexuels comparable à celle qui est démontrée pour la Myxine et qui est probable chez *Chrysophrys* et *Box salpa*. Si une pareille succession était possible, elle ne serait en tous cas pas en rapport avec la taille. J'ai eu une fois à ma disposition trois exemplaires assez gros, de même taille (16 à 18 cm) dont l'un était hermaphrodite, l'autre mâle, le

troisième femelle. De plus petits animaux présentaient aussi indifféremment un de ces trois états.

Les individus franchement hermaphrodites que j'ai examinés fonctionnaient physiologiquement comme mâles ; je suis en cela d'accord avec Brock. Le fait est-il absolument général ? Il faudrait, pour admettre cette conclusion, examiner encore bon nombre d'individus. D'après la description que j'ai donnée plus haut, il semble que les deux parties de l'organe suivent d'abord un développement parallèle, mais que la partie mâle seule arrive à être capable de fonctionnement. Assurément on pourrait faire l'hypothèse que l'individu est d'abord mâle et que l'aspect offert par le testicule représente un état de pré-ovogénèse, à la suite duquel il entrera en fonctionnement au détriment du testicule ; mais l'opinion inverse, d'après laquelle il ne représenterait plus qu'un testicule ayant cessé de servir, aurait autant de chance d'être vraie.

Il me semble qu'il faut s'en tenir à la simple considération des faits tels qu'ils se présentent à nous. Entre les individus purement mâles et les individus purement femelles, tous les intermédiaires sont possibles. Si quelques œufs seulement se forment dans le hile testiculaire, cela dénote une faible tendance à l'hermaphrodisme, si c'est un ovaire entier, nous devons conclure qu'une pareille tendance est très forte. C'est un faible degré d'hermaphrodisme si une femelle possède une petite crête testiculaire ; il me semble très possible qu'une semblable crête existe plus développée de façon à nous représenter un degré plus élevé d'hermaphrodisme.

Dans les degrés inférieurs de l'hermaphrodisme, chez

ce poisson, l'âge complète la prédominance d'un sexe sur l'autre et fait disparaître toutes les traces de ce dernier ; mais il est probable que, s'il y a au début un certain équilibre, les deux portions se développent ; c'est ce qui explique que l'on puisse trouver encore des hermaphrodites complets chez les animaux âgés, tandis que les degrés inférieurs de l'hermaphrodisme ont alors disparu.

Je pensais pouvoir aussi faire une étude fructueuse en m'adressant à l'un des poissons chez lesquels Syrski mentionne la présence fréquente de quelques œufs dans le tissu testiculaire. Je n'ai eu à ma disposition aucun des poissons que mentionne cet auteur, mais *Smaris vulgaris* m'a permis d'observer des détails de structure qui doivent correspondre à ceux auxquels il fait allusion.

Dans les testicules adultes on trouve bien quelques œufs qui ont subi cette sorte de modification vitreuse qui est un mode si fréquent de dégénération des œufs jeunes. Mais ces œufs sont beaucoup plus nombreux chez les individus jeunes, surtout chez ceux qui n'ont pas encore atteint leur première époque de spermatogénèse. Ces œufs sont répartis un peu dans toute la glande, mais ils sont plus abondants vers les deux bords des testicules, auprès de la région où s'attachent les parois du canal déférent.

Contrairement à ce qui se passe chez la plupart des poissons osseux, le canal déférent de *Smaris vulgaris* est simple. Il est formé par une large cavité laissée entre la glande et une membrane large et peu épaisse dont les deux bords s'attachent aux deux bords de la glande (fig. 8 du texte).

C'est surtout dans cette membrane et dans les épaississements qu'elle présente que l'on trouve un grand nombre de cellules qui ont commencé à se transformer en œufs. Même dans les testicules adultes, en pleine spermatogénèse, on en rencontre quelques-unes en cette région. Dans certains testicules jeunes, elles sont très fréquentes en cet endroit : elles se trouvent soit dans l'épithélium de recouvrement de la surface interne, soit dans la profondeur, soit dans un amas de cellules pigmentées.

Figure 8.

En ce qui concerne l'ovaire, sa paroi fibreuse renferme une grande quantité de cellules à granulations ; on y trouve aussi des amas de cellules sexuelles non différenciées, quelques-unes sont groupées en sortes d'acini. Mais jamais elles ne forment de crête comparable à celle de *Sargus annulatus*. Je pense cependant qu'on peut les comparer comme signification aux œufs avortés du testicule.

La question ne se pose pas, pour *Smaris vulgaris*, de

VII

Sur quelques détails cytologiques relatifs aux glandes hermaphrodites

Il est nécessaire maintenant d'étudier autant que possible les fins détails histologiques des glandes qui présentent un certain degré d'hermaphrodisme rudimentaire. C'est seulement pour les Amphibiens que nous trouvons dans la littérature quelques documents à ce sujet et uniquement chez les auteurs récents.

Le lobe antérieur du testicule droit de la grenouille de Mitrophanow est formé de tubes remplis de grandes cellules homogènes; dans le reste du testicule, les tubes sont remplis de spermatocytes à différents états de développement et dans quelques uns se sont conservées des cellules germinales primitives ou spermatogonies. En outre, on a remarqué, le long des parois de quelques tubes, des éléments isolés ou bien groupés par deux, par trois ou dans toute une rangée ; ce sont des cellules sphériques, à grands noyaux en forme de vésicules caractéristiques des œufs primordiaux. Près de ces éléments, d'autres plus petits forment une sorte de follicule; il est à noter que, dans ces cellules, on

peut remarquer près du noyau des formations comparables au noyau vitellin.

Dans l'individu de Cole, l'ovule contenu dans le testicule droit était en apparence normal ; il était entouré d'un follicule fibreux tapissé d'une double couche celluleuse, comme c'est l'habitude ; la vésicule bien développée renfermait des nucléoles gros et nombreux. L'ovo-testis, au contraire, contenait un seul ovule très dégénéré. Cet ovule était entouré d'une capsule qu'un examen attentif montrait être un canalicule séminifère avec des spermatozoïdes mobiles. Le noyau, à part qu'il se teignait plus fortement, ne se distinguait pas du cytoplasma ; on n'y voyait pas de nucléoles ; il était très ratatiné et entouré en partie d'une vacuole. Le reste de l'ovo-testis était formé des cellules pigmentées polygonales qui se trouvent normalement dans l'ovaire de la grenouille. Il y a en outre cinq espaces circulaires contenant des masses sphériques de matières granuleuses légèrement pigmentées entourées de capsules fibreuses ; ce sont là des ovules en voie de désintégration.

Marshall indique aussi la présence de cellules pigmentées dans la partie ovarienne des ovo-testis de ses individus B et D.

Les testicules de la *Rana viridis* observée par Friedmann contenaient de grosses masses mesurant de 250 à 300 μ et tout à fait semblables aux œufs de cette espèce. Ces corps se trouvaient à l'intérieur de canalicules séminifères, mais les remplissaient entièrement, de telle sorte que le reste du tube ne formait autour d'eux qu'un mince croissant. Les œufs étaient entourés d'un épithélium folliculaire ; leur protoplasma était finement granulenx, on n'y voyait ni plaquettes vitellines

ni pigment ; mais on trouvait autour de la membrane nucléaire une couche granuleuse, rendue foncée par l'acide osmique ; cette couche manque dans les œufs jeunes des ovaires, mais là, on trouve près du noyau, dans le cytoplasma, un amas granuleux qui doit représenter cette zone. Cromer considère cet amas comme un *Dotterkern* et Schultze (87) indique qu'il se désagrège pour former la zone sombre. On trouve dans le noyau des nucléoles et des filaments chromatiques disposés suivant la façon que Born appelle le cinquième stade de la maturation des œufs de Tritons. On trouve aussi dans les deux testicules des œufs en dégénérescence manifestement intra-tubulaires. Leurs vésicules germinatives renferment des nucléoles d'aspects très différents, la plupart présentant des vacuoles ; dans aucune on ne trouve de filaments chromatiques. Le protoplasma s'est différencié en deux zones très nettes ; l'une des couches est très granuleuse et se colore très fortement, l'autre est homogène et peu colorable ; leur ligne de limite est irrégulière. Dans les plus petits œufs, tout le protoplasma présente une structure homogène avec quelques parties plus colorées.

Ces masses de protoplasma granuleux et très fortement colorables dont parlent Cole et Friedmann me semblent bien correspondre à ce que j'ai considéré comme un mode particulier de dégénérescence vitreuse. La plupart des œufs perdus au milieu du tissu testiculaire revêtent un aspect comparable. Mais ce n'est pas l'étude de ces éléments que l'on doit manifestement considérer comme des œufs qui est la plus intéressante ; à côté d'eux, il y a des formes nombreuses sur lesquelles je désire attirer l'attention.

Dans les cloisons conjonctives du canal déférent de *Sargus annulatus*, on trouve avec les œufs en dégénérescence des amas plus ou moins considérables de cellules sexuelles non différenciées. On peut apercevoir toutes sortes de formes de transition entre ces cellules en apparence indifférentes et les jeunes ovules à aspect bien déterminé. Quelques-unes de ces cellules, que rien ne semblerait devoir distinguer d'une cellule sexuelle ordinaire, présentent une colorabilité et une réfringence plus accentuées du cytoplasma qui font songer à un commencement de transformation vitreuse ; chez d'autres, le cytoplasma a tout à fait revêtu l'apparence de celui des jeunes ovules en dégénérescence, mais le noyau n'a subi aucune modification (f. 8, 10, 16). Quelques unes de ces cellules sont allongées et le protoplama granuleux est colorable et rejeté sur un côté, Dans d'autres éléments, le cytoplasma est resté clair ; on dirait absolument un élément sexuel indifférencié, mais on y trouve un ou plusieurs gros amas arrondis, présentant les mêmes réactions colorantes que les éléments dégénérés (f. 11, 14, 16). Quand de pareils amas sont plus réduits, il ne reste que deux grosses granulations et l'on a peut-être à faire alors à une formation comparable a un *Nebenkern* de spermatocyte ou à un *noyau vitellin* d'ovocyte. Souvent ces granulations sont accolées à la surface externe du noyau ; mais une pareille situation est la seule présomption que l'on pourrait invoquer en faveur de l'hypothèse de son origine nucléaire, soit par migration *in toto* soit par exosmose de substance chimique.

Parmi les éléments qui forment la crête testiculaire de l'ovaire des femelles, on trouve beaucoup de formes

cellulaires qui présentent les différents états que je viens de décrire.

A côté de ces cellules où c'est le protoplasma qui est le plus modifié, où il semble pour dire avoir pris de l'avance sur les autres parties au cours d'une évolution vers la forme ovulaire, il y en a d'autres où c'est au contraire le noyau qui semble avoir manifesté le tendance la plus forte à se transformer. Son aspect est absolument celui des œufs dégénérés; la masse cytoplasmique ne forme autour de cette vésicule qu'une bordure relativement mince et qui n'a pas encore acquis l'intensité de coloration que semblerait comporter la différenciation du noyau (f. 9).

On trouve dans les testicules de *Smaris vulgaris*, surtout dans la paroi du canal déférent, des formes analogues à celles que je viens de décrire ; mais ces éléments sont ici plus disséminés, ce qui rend plus difficile l'étude des différentes apparences que nous avons rencontrées chez le poisson précédent (f. 18-23).

En dehors des cas de nécrose cellulaire brusque et nette, attribuables à des causes bien déterminées, on est encore bien loin d'être fixé sur la signification des dégénérescences et, comme le fait remarquer Loisel (1900), il faudrait en savoir beauconp plus long sur la nature chimique des phénomènes qui se passent dans la cellule avant d'en tenter une explication biologique. A quel moment une cellule est-elle morte ? C'est ce qu'il est difficile de dire. Lorsqu'on étudie des cellules dégénérées, on ne peut pas penser que tous les éléments que l'on a sous les yeux sont frappés de mort. On comprend bien mieux, surtout si l'on envisage le cas particulier des éléments que

nous étudions plus haut, que l'on ait à faire à des cellules qui, pour une raison ou pour une autre, se sont engagées dans une mauvaise voie d'évolution, dans une sorte d'impasse, par laquelle elles ne pouvaient pas aboutir à une différenciation utile, leur activité vitale s'use peu à peu et elles commencent à se désintégrer partiellement. La mauvaise situation dans laquelle se sont trouvées ces cellules a pu provenir soit de ce que leur tentative d'évolution s'est faite dans une direction incompatible avec l'évolution possible d'un élément vivant, soit de ce que les conditions ambiantes n'étaient pas favorables à la forme ainsi revêtue. Si, dans les cellules dont nous nous occupions tout à l'heure, on fait autant que possible abstraction de ce qui traduit la désintégration vitale, on voit que toutes les formes existent entre les cellules sexuelles indifférenciées et les jeunes œufs. Cela semble prouver que les cellules qui ont aiguillé, si j'ose m'exprimer ainsi, dans la direction œuf d'une façon plus ou moins complète, s'arrêtent à un moment quelconque de leur évolution. Je dis que ces cellules commencent à se transformer en œufs, d'une façon plus ou moins complète ; c'est qu'effectivement elles ne se développent pas d'une manière normale, équilibrée. Chacune de ses parties se transforme pour son propre compte. Bouin (97) avait bien spécifié l'indépendance des phénomènes de dégénérescence des différentes parties de la cellule : noyau, protoplasma, archoplasma. Il en est de même pour leur évolution vitale ; nous avons mentionné ces très gros noyaux qui n'étaient pas en rapport de la mince bande protoplasmique qui

les entouraient : ici, c'est bien évidemment le noyau cellulaire qui s'était engagé le plus avant dans la direction femelle. Parfois, c'est l'inverse qui a lieu : le protoplasma a atteint la différenciation ovulaire la plus prononcée. Enfin, dans le cas où le protoplasma contient un ou deux gros grains fortement colorés, n'a-t-on pas, peut-être, une tendance de l'archoplasma à devenir un corps vitellin ?

Dans l'organe de Bidder du crapaud, j'ai signalé que quelques-unes des cellules formatrices à noyau lobé pouvaient présenter dans leur protoplasma un aspect absolument comparable à celui des jeunes œufs et cependant le noyau ne présente aucune trace d'une évolution semblable et il n'a du reste pas passé par l'importante phase de synapsis. C'est bien là une preuve de cette tendance des différentes parties de la cellule à se transformer d'une façon un peu indépendante ; sans doute, en général, chacune de ces parties est un peu modifiée dans la même direction, mais il semble que l'une s'est, pour ainsi dire, plus hâtée que l'autre et il y a une certaine discordance entre ce que sont et ce que devraient être leurs degrés simultanés de différenciation.

Garnier (01) a trouvé qu'au mois d'avril, le testicule de l'écrevisse est complètement au repos et constitué de spermatogonies plongées dans une masse syncytiale de protoplasma indivis; on y trouve aussi quelques ovocytes et toutes sortes de formes de transition entre les ovocytes et les spermatogonies. C'est là, il me semble, un fait comparable à celui que j'ai décrit chez les poissons et qui montre la possibilité d'une différenciation plus ou moins accentuée dans la

direction femelle. Je n'ai malheureusement pas pu étudier cet objet et voir si l'on pouvait y rencontrer également des marques d'une évolution indépendante des différents organes de la cellule.

Ainsi que le prouve bien l'observation de Friedmann, les œufs que l'on rencontre dans le testicule des grenouilles peuvent parfaitement se trouver à l'intérieur d'un canalicule séminifère et, après ce que nous venons de voir chez les poissons, il est probable que cette formation est due à l'évolution particulière d'une des cellules sexuelles indifférenciées que l'on trouve en grande abondance le long des parois de ces tubes. Mais, contrairement à ce que semble penser Friedmann, je ne crois pas que cette situation intratubulaire soit la plus fréquente; d'après ce que j'ai pu voir chez le crapaud, je pense qu'au contraire les cellules qui se transforment en œufs plus ou moins bien différenciés sont surtout celles qui ne sont pas à l'intérieur des canalicules. La formation des cellules sexuelles primitives est continuelle chez le crapaud, comme on peut s'en rendre compte par des coupes de la partie antérieure du testicule; leur arrangement en tubes est seulement secondaire, beaucoup restent intertubulaires; parmi elles, quelques-unes demeurent à l'état de cellules à noyau lobé, d'autres deviennent des œufs. La situation en dehors des tubes testiculaires me semble être la raison principale de leur non évolution en cellule séminale et, pour quelques-unes, de leur transformation en œufs.

J'ai observé dans les organes génitaux de *Scolopendra morsitans* un phénomène qui me semble être bien en rapport avec ces faits. Les tubes testiculaires de cet

animal sont entourés d'une paroi fibreuse assez épaisse pour autoriser à penser qu'il n'y a eu, entre leur contenu et les tissus qui leur sont extérieurs, aucun rapport depuis le moment où elle s'est formée. On trouve cependant, dans le tissu conjonctif lâche qui entoure ces tubes, des cellules sexuelles qui doivent provenir des reliquats non utilisés de l'ébauche génitale primitive. Un bon nombre de ces éléments sont plus ou moins complètement différenciés en œufs qui sont arrivés à un degré plus ou moins complet de transformation vitreuse.

La question de savoir si les organes génitaux femelles peuvent aussi contenir des éléments qui auraient commencé à évoluer d'une façon plus ou moins complète dans la direction mâle est d'un intérêt aussi grand que celle qui se rapporte aux phénomènes que nous venons d'étudier ; elle est rendue encore plus intéressante peut-être, parce qu'elle est moins connue. Cela n'est pas étonnant : une cellule qui devient œuf est immédiatement indiquée à notre attention par un important accroissement; une cellule de la lignée séminale perdue au milieu d'éléments étrangers est beaucoup plus difficile à distinguer et la maturation complète d'un spermatozoïde au milieu d'un ovaire ne peut être qu'un fait exceptionnel, tout comme celle d'un œuf en plein tissu testiculaire. Si l'on songe surtout à la petitesse des éléments mâles des poissons, on comprendra la difficulté qu'il y a à résoudre le problème.

L'observation par Langerhans de queues de spermatozoïdes dans l'ovaire de l'*Amphioxus* se rapporte à cet ordre d'idées. La différenciation d'éléments de la

lignée séminale dans les cellules de l'organe de Bidder ou des œufs intratesticulaires, telle qu'elle a été indiquée par Knappe n'est peut-être pas aussi typique, car les cellules qui évoluent ainsi sont des cellules folliculeuses, et, chez le mâle, je ne pense pas que l'on soit en droit d'admettre que ces cellules folliculeuses, parce qu'elles entourent un œuf, sont forcément femelles.

Je n'ai rien observé chez le crapaud qui soit identique à ce qui est rapporté par Knappe, mais il est certain que des follicules d'œufs situés à la partie antérieure du testicule du crapaud peuvent, plus tard, se trouver transformés en ampoules séminifères, ainsi que l'admettait Bidder; après que l'œuf a dégénéré et que les cellules folliculeuses ont proliféré, l'ampoule se vide peu à peu et est simplement tapissée à la fin du processus par des cellules folliculeuses; quelques-unes grossissent et prennent la structure des cellules sexuelles primitives; celles-ci se multiplient et finalement les différentes phases de la spermatogénèse commencent à se dérouler. Je n'ai pas vu pareil phénomène se produire dans l'organe de Bidder lui-même.

Chez *Sargus Rondeletti*, j'ai dit que l'on voit des amas de cellules en division ressemblant à des groupes de cellules séminales et aussi quelques spermatozoïdes dans la cavité de l'ovaire. On trouve aussi un grand nombre de formes particulières de cellules, mais avant d'émettre une opinion sur leur nature il est nécessaire de s'étendre un peu sur la valeur d'une transformation très fréquente des cellules de la lignée séminale et qui est connue sous le nom de phénomène de pycnose.

La pycnose est un phénomène dans lequel toute la

chromatine d'un noyau se transforme en une masse homogène en même temps qu'elle subit certaines modifications dans la façon dont elle se comporte vis à vis des colorants; ainsi dans la méthode de coloration de Rabl, hématoxyline et safranine, elle prend généralement l'hématoxyline; dans la méthode de Flemming, safranine-gentiane-orange, elle se colore par la safranine pour laquelle elle manifeste aussi une certaine avidité dans l'emploi de cette couleur avec le le vert lumière ou la picro-nigrosine; cette masse nucléaire se colore en gris par l'hématoxyline à l'alun de fer et non en noir comme le fait la chromatine dans certains autres cas.

Ces diverses façons de se comporter vis à vis des colorants ressemblent beaucoup à celles de la tête des spermatozoïdes, au moins chez les animaux sur lesquels j'ai fait porter la présente étude. Je me suis donc demandé si, dans certains cas, on n'aurait pas à faire à un phénomène comparable à celui de l'évolution partielle d'une cellule génitale d'un testicule dans la direction femelle; de même que dans ce cas le noyau peut grossir, se transformer en vésicule et que sa chromatine se ramasse en un certain nombre de nucléoles, de même ici le noyau subirait des modifications comparables à celles de l'évolution du noyau de la spermatide en tête de spermatozoïde; évidemment il ne faudrait pas généraliser et croire que cette signification soit constante, car on peut trouver des transformations analogues dans des éléments autres que les cellules génitales, mais je crois que l'on doit prendre cette hypothèse en sérieuse considération.

Le processus que doivent parcourir les noyaux pour

arriver à l'état de pycnose doivent varier suivant les cellules, mais, dans certains cas, il y a un gonflement du réseau chromatique tout à fait comparable à celui par lequel le réseau chromatique de la spermatide devient la masse homogène de la tête du spermatozoïde.

La pycnose peut se produire à un moment quelconque de l'évolution des éléments séminaux. Parfois dans un amas de spermatides encore jeunes, dont les noyaux sont encore peu allongés et présentent tous leur réseau chromatique, on en voit un qui est devenu homogène ; c'est bien là de la pycnose, et l'on peut bien aussi, me semble-t-il admettre admettre que c'est une évolution anticipée : d'ailleurs un spermatozoïde d'allure normal peut être plus avancé dans son développement que les autres spermatozoïdes du même faisceau.

La pycnose se rencontre souvent chez les éléments du testicule après la phase de synapsis ou après une division nucléaire ; les noyaux sont dans ces conditions assez comparables aux noyaux des spermatides qui viennent de se former.

Ce qui m'autorise encore à admettre une indépendance possible du développement des différentes parties de la cellule, c'est qu'à plusieurs reprises j'ai pu rencontrer un gros spermatocyte à noyau en pycnose, dont le protoplasma contenait un ou deux petits grains fortement colorés ; de l'un de ces grains partait un très petit filament qui sortait de la cellule et était libre dans l'espace ambiant, comme le filament caudal des jeunes spermatides (f. 51).

En général, le protoplasma des éléments séminaux dont le noyau est devenu ainsi homogène est à un

degré plus ou moins avancé de transformation vitreuse. C'est le cas presque constant dans le testicule du crapaud. Dans le testicule de *Smaris vulgaris*, le nombre de pycnoses est très considérable : on voit parfois de très gros amas de cellules en pycnose (f. 32-38) ; on voit aussi des corps protoplasmiques volumineux, vitreux, contenant un nombre variable de noyaux en pycnose. Contrairement à ce qui a lieu pour le crapaud, les plus nombreuses de ces pycnoses se rapportent à des spermatides ; celles des spermatocytes de deuxième ordre sont moins abondants ; elles sont exceptionnelles chez les autres éléments. Le protoplasma de tous les éléments en pycnose n'est pas constamment vitreux et, malgré le nombre considérable de ces formes cellulaires, on ne trouve pas d'éléments plus dégénérés. Je ne serais pas étonné que tels de ces éléments puissent encore évoluer en spermatozoïdes.

Chez *Sargus Rondeletti* il y a beaucoup d'éléments en pycnose : le nombre de ceux qui ont subi la dégénérescence vitreuse est très faible ; je crois que chez ce poisson on peut rattacher parfaitement le phénomène à celui de la transformation normale du noyau des spermatides. Il y a aussi chez cet animal un fait important à noter : c'est que, dans le testicule, on voit seulement un élément isolé ou un très petit groupe d'éléments en voie de spermatogénèse. Il est fréquent de voir un petit nid de quatre ou cinq spermatozoïdes. Je crois bien pouvoir affirmer aussi que des cellules qui ne sont que des spermatocytes peuvent se transformer de la même manière que des spermatides. Je crois que tous ces phénomènes sont en faveur de la thèse que je soutiens.

Eh bien ! Dans l'ovaire de *Sargus Rondeletti* on trouve un très grand nombre de cellules en pycnose. On voit aussi dans la cavité de nombreux noyaux un peu ombiliqués, entourés d'un petit corps protoplasmique clair et non vitreux que je considère comme analogues à des spermatides. Dans les lamelles ovariennes, les noyaux en pycnose abondent, surtout à la base de certaines lamelles : Il n'est pas toujours facile de voir leur corps protoplasmique, mais cela prouve bien en tous cas qu'il n'est pas vitreux, car il serait alors facile à déceler.

Si de pareils éléments ont bien la signification que je leur attribue, il faut attacher de l'importance à leur présence dans la crête testiculaire de *Sargus annulatus*, où on les rencontre en assez grande quantité et où ils confirment encore mon opinion au sujet de la signification morphologique de cet organe ; dans le tissu de la paroi de l'ovaire, où l'on rencontre également d'autres éléments de signification sexuelle, il y a aussi çà et là quelques noyaux en pycnose ; il en est de même dans la paroi de l'ovaire de *Smaris vulgaris*.

Je tiens à attirer beaucoup l'attention sur l'abondance extrême de formes cellulaires tératologiques que l'on rencontre généralement dans les organes génitaux des animaux dont nous nous occupons. Chez le crapaud, le nombre des cellules séminales en pycnose est réellement énorme, on y trouve aussi, quoiqu'en moins grande quantité, quelques autres modes de dégénérescence ; mêmes celles des cellules accessoires qui jouent le rôle de cellules de soutien et de nutrition pour un faisceau de spermatozoïdes et qui se sont transformées

en cellules de Sertoli, peuvent dégénérer. Il faut aussi noter l'abondance des formes de désintégration des spermatozoïdes : les cellules de Sertoli sont bourrées de ces éléments phagocytés ; on trouve une grande abondance de masses protoplasmiques contenant une tête de spermatozoïde en voie de disparition. Ces figures nous montrent que, même parmi les éléments séminaux qui ont évolué d'une façon en apparence normale, beaucoup n'étaient pas en état d'arriver à maturation et étaient voués à une dégénérescence tardive. Il faut tenir compte de cette abondante phagocytose, si l'on veut juger du nombre d'éléments séminaux qui sont incapables d'arriver, si j'ose le dire, au terme de leur mandat.

Chez *Smaris vulgaris*, j'ai déjà montré la fréquence extrême des formes de dégénérescence vitreuse et de pycnose. On trouve aussi beaucoup de cellules dont le protoplasma s'est gonflé, est devenu clair ou bien vacuolaire ou granuleux (f. 27-29). Les noyaux peuvent aussi être vésiculeux, être clairs ou renfermer quelques gros grains chromatiques. Dans certains cas, le corps cellulaire gonflé est rempli d'une poussière chromatique ; dans d'autres cas, on ne peut plus découvrir le noyau ou bien sa chromatine n'est plus colorable.

Une forme bien particulière de cellules est celle dont je représente un certain nombre de figures. Le protoplasma est compacte et colorable à la périphérie ; la plus grande partie de la cellule est occupée par une partie claire qui me semble être le noyau devenu vésiculeux, la chromatine est réduite à une calotte ou à quelques gros grains à un des bouts de ces éléments qui sont toujours allongés ; et de cette

région partent sur la limite des parties claire et foncée quelques tractus nets et réfringents, (f. 40-50). Je ne sais quelle interprétation morphologique donner de ces éléments.

On admet aujourd'hui, d'une façon assez générale, l'homologie complète entre les cellules folliculeuses et les cellules sexuelles mâles ou femelles. Chez le crapaud, chez les poissons, j'ai facilement pu vérifier l'origine des cellules sexuelles aux dépens des cellules accessoires des glandes génitales. On observe toutes sortes de formes de passage entre ces deux sortes d'éléments ; ces formes de passage comme les cellules folliculeuses elles-mêmes peuvent revêtir des aspects qui les rapprochent tout à fait des cellules sexuelles dégénérées. C'est ainsi que l'on trouve dans toutes ces sortes de cellules des éléments qui ont subi la transformation vitreuse du protoplasma : il peut arriver que le noyau prenne l'aspect d'une toute petite vésicule germinative ou subisse la pycnose, ou bien il éprouve quelqu'autre dégénérescence (fig. 20-23).

On trouve dans certaines parties des glandes génitales, par exemple dans la paroi de l'ovaire, dans la paroi du canal déférent et même dans le tissu testiculaire qui se trouve auprès de son insertion des éléments à granulations colorables par les divers réactifs et que je considère comme comparables au point de vue fonctionnel aux cellules intersticielles du testicule des mammifères (f. 25-26). Jene puis m'étendre trop ici sur ces éléments et j'en renvoie l'étude à un autre travail. Mais je dois dire que ces cellules proviennent d'une adaptation spéciale des petites cellules génitales, des cellules folliculeuses. La transformation qui les amène à

cet état peut même commencer quand leur développement en cellules sexuelles s'était déjà dessiné ; on voit même quelques cellules sexuelles dont le protoplasma contient de semblables grains (fig. 24).

Celles des petites cellules génitales qui bordent la paroi interne du canal déférent ou la cavité de l'ovaire près de la base des lamelles peuvent se transformer en éléments à sécrétion externe : comme terme primitif la sécrétion est holocrine ; la petite cellule peu modifiée se pédiculise et tombe dans la cavité ; le degré supérieur est une sécrétion mérocrine.

On voit combien sont multiples les modifications que peuvent revêtir les cellules d'origine génitale. Toutes celles de ces formes qui n'appartiennent pas à la lignée sexuelle directe sont surtout abondantes en dehors de la région active de la glande, par exemple dans la paroi de l'ovaire, dans les cloisons du canal déférent; quand la paroi de ce canal déférent acquiert une grande importance comme chez *Smaris* on y trouve un très grand nombre de toutes ces formes ainsi que des cellules sexuelles restées indifférenciées. Cette région devient le point d'élection pour l'étude de toutes ces formes.

Chez *Serranus hepatus*, dans la portion inférieure de la glande génitale, le tissu testiculaire est, à sa périphérie, moins bien ordonné, moins compacte, ses éléments sont disséminés et se perdent dans le tissu ambiant, sous forme de petits groupes de cellules génitales ou même de cellules isolées, à différents états de développement. Ces éléments, ne pouvant pas être éliminés doivent dégénérer à un moment donné. On voit aussi, mêlées à ces éléments, différentes sortes de

cellules dont les unes se rattachent manifestement aux cellules sexuelles primitives, tandis que les autres en diffèrent plus ou moins ; beaucoup de ces cellules manifestent diverses formes de dégénérescence.

VIII

Les théories sur l'hermaphrodisme primitif.

Lorsque le naturaliste cherche à figurer l'arbre généalogique des grands groupes d'êtres vivants, lorsqu'il s'ingénie à établir l'origine phylogénétique d'un ordre ou d'une famille, il s'efforce de rattacher les particularités de leur organisation aux dispositions structurales des types d'où il les fait dériver, il essaye d'expliquer quelles sont les modifications par lesquelles un organe a passé de telle forme à telle autre, comment une fonction s'est transformée en une fonction différente, comment une partie nouvelle, jouant un rôle physiologique nouveau, a pu apparaître chez un type que tous les autres détails de son organisation rapprocheraient d'autres types qui en manquent. De même le tératologiste recherche quelle est la signification de l'anomalie qu'il a constatée, se demande comment peut s'expliquer un changement dans la constitution ou bien dans la situation et les rapports d'un organe. A quelles lois morphologiques peuvent obéir ces malformations ? Peut-on les interpréter comme le résultat d'une durée anormale des différents

processus de l'évolution ontogénétique ou rechercher une autre cause ? Ce sont là des questions d'un puissant intérêt biologique.

L'hermaphrodisme est justement un des états qui soulèvent le plus souvent tous ces problèmes : parmi les Vertébrés, il existe à l'état normal chez certaines espèces, tératologique chez d'autres ; il semble avoir une valeur intermédiaire chez certaines autres où sa présence est très fréquente sans être constante. Il a les mêmes allures d'anomalie, qu'on le considère dans un cas ou dans l'autre ; anomalie pour l'espèce où il surgit isolément, anomalie pour le groupe dont une ou quelques espèces seulement sont hermaphrodites. Comment ce couple d'animaux, comment ce ménage humain engendrent-ils un ou plusieurs produits atteints d'un degré plus ou moins prononcé d'hermaphrodisme ? Comment les serrans ont-ils acquis leur bisexualité, cette organisation si parfaite qui leur permet de mener une vie sexuelle toute différente de celle des genres si voisins *Perca* et *Labrax* ?

A tous les grands problèmes biologiques, nous ne répondons encore que d'une façon bien incomplète. Non seulement nous ne connaissons pas le mécanisme des phénomènes, leurs causes, la façon dont agissent ces causes, la marche insensible des modifications qu'elles produisent, mais nous nous contentons encore de discuter sur les grandes lignes, sur le point de départ des faits dont nous ne voyons que l'état final. Non seulement nous ne connaissons pas toutes les formes qui ont précédé une famille ni les causes qui l'ont fait varier, mais nous ne savons pas encore si elle provient bien de telle ou telle autre.

L'une des explications le plus fréquemment invoquées par les tératologistes c'est l'*arrêt de développement* ; disons *arrêt de différenciation* pour être plus général et pour ranger même dans cette catégorie un certain nombre d'hypertrophies. Si tel individu possède telle anomalie, c'est dû à ce qu'au cours de son ontogénie l'organe modifié a cessé d'obéir à la poussée générale de l'évolution ; ou bien son développement s'est arrêté complètement, ou bien il a continué à croître en conservant sa structure primaire sans la modifier à la façon habituelle, ou bien il s'est hypertrophié démesurément parce que les causes qui arrêtent habituellement sa croissance ne se sont pas fait sentir en temps voulu. Certains auteurs voudraient presque faire de ce processus le seul connu en tératologie.

Très proche de cette explication est celle de la réapparition atavique d'un organe. Si l'on songe à la loi de la répétition de la phylogénie par l'ontogénie, l'organe présente plus ou moins à un moment donné la constitution ancestrale qu'il répéterait. S'il obéit non plus au processus de développement de l'espèce actuelle mais au processus ancien, il reproduira l'organe ancestral.

Dans la phylogénie on peut aussi invoquer des lois analogues ; l'arrêt complet du développement d'une partie ou sa grande exagération permettent d'expliquer bien des structures surprenantes présentées par certaines espèces ; le retour d'une ou plusieurs parties à un type ancestral peut aussi être invoqué. Aussi bien en tératologie qu'en zoologie, tous ces processus ne sont pas de simples hypothèses ; ils constituent des

lois solidement étayées par des faits et qui trouvent parfois de victorieuses applications. Mais pas plus en tératologie où quelques-uns croient les voir régner en seuls maîtres qu'en zoologie où une pareille hypothèse serait absurde, on ne peut se contenter d'admettre ces seuls modes de variation.

Le recours à ces lois a joui d'une très grande faveur pour l'explication de tous les faits d'hermaphrodisme, aussi bien pour les espèces que pour les individus isolés ; l'invocation de l'*hermaphrodisme primitif* est un des thèmes sur lesquels on est le plus revenu. Tout le monde a entendu et lu maintes fois l'expression ; elle sonne à nos oreilles comme un terme classique auquel on est habitué depuis longtemps. Chacun serait plus embarrassé s'il en voulait préciser le sens, car ce sens n'est pas entendu toujours de même ; on parle d'hermaphrodisme primitif avec une égale habitude en donnant à ce mot des significations variées.

Certains anatomistes pensent qu'il existe au début du développement de l'embryon un état hermaphrodite ; les deux sexes coexisteraient tout d'abord chez tout jeune vertébré ; mais, d'une façon normale, l'un des deux sexes resterait rudimentaire, l'autre seul arriverait à son complet épanouissement. Mais, là encore, il y a une distinction à faire, car tout le monde ne fait pas allusion aux mêmes phénomènes, n'attache pas le même sens à l'expression d'hermaphrodisme primitif de l'embryon.

Pflueger avait observé que chez les jeunes *R. temporaria* les mâles étaient beaucoup moins nombreux, alors que chez les individus plus âgés ils étaient en nombre égal aux femelles ; à la suite de cette remarque, il admet

que ce qui semble être le testicule chez la grenouille est une glande hermaphrodite, mais que la quantité du tissu ovarien est très variable et irrégulière. Chez les jeunes grenouilles il y a trois sortes d'animaux : des mâles, des femelles et des hermaphrodites; au cours du développement, les hermaphrodites se transforment en mâles ou femelles définitifs. Contrairement à cela, Born, sur 1272 *R. fusca* jeunes, a trouvé 95 % de femelles.

Ce qui a toujours constitué, pour ainsi dire, le pivot de toutes les théories sur l'hermaphrodisme primitif de l'embryon, c'est le mode de développement des voies génitales chez les Vertébrés supérieurs. Tout le monde sait que, chez l'embryon de ces animaux, on voit se former, en rapport avec les voies excrétrices du rein, deux canaux qui ne serviront pas chez l'adulte à l'élimination de la sécrétion de cet organe; ce sont le canal de Wolff et le canal de Müller; le premier se développera seul chez le mâle, le second chez la femelle, et le conduit qui ne s'est pas développé se manifeste seulement à l'état de traces chez l'individu plus âgé. C'est la présence, à un moment donné, de ces deux canaux qui constitue pour un très grand nombre d'auteurs un état hermaphrodite. Le mode de développement des organes génitaux externes qui se forment également dans l'un et l'autre sexe par deux bourgeons latéraux et un bourgeon médian, fournit un argument du même ordre. Mais ce qui montre combien il est dangereux de se lancer aveuglément dans une interprétation, c'est qu'à l'époque où l'on connaissait seulement le développement de ces organes génitaux externes, on avait pu admettre avec autant de

raison que l'embryon commençait par être toujours du sexe féminin, et que plus tard seulement un certain nombre d'individus se transformaient en mâles.

En ce qui concerne les Téléostéens, chez lesquels les conduits génitaux se développent en relation avec l'ébauche génitale primitive et ont la même signification morphologique dans l'un et l'autre sexe, Howes admet la signification hermaphrodite de ce canal : « The genital duct of these fishes is, like the gland « which it serves, hermaphroditic in tendency ».

Les auteurs qui sont les plus ardents partisans de l'hermaphrodisme primitif de l'embryon, comprenant que l'hermaphrodisme des voies génitales ne serait pas suffisant, soutiennent également l'opinion, qu'il existe un hermaphrodisme glandulaire primitif.

Waldeyer (70), d'après ses recherches sur le poulet, admet que les éléments de la glande génitale mâle et ceux de la glande génitale femelle ne se développent pas aux dépens de la même partie. Les éléments génitaux femelles se formeraient aux dépens de l'épithélium germinatif de l'ébauche. Les éléments sexuels mâles proviendraient de bourgeons venus de l'épithélium des canaux de Wolff. Dans un cas comme dans l'autre se forment toujours des ovules primitifs, originaires de l'épithélium germinatif; il y a toujours aussi des bourgeons du corps de Wolff; mais l'un ou l'autre seulement de ces éléments continue sa croissance. — Schenk, von Wittich, pensent que la glande génitale de l'embryon renferme à la fois des formations mâles et femelles.

Laulanié (85) soutient aussi une théorie qui se rapproche beaucoup de celle de Weldeyer. Au cours

du développement des glandes génitales du poulet, on voit se former d'abord l'épithélium germinatif avec ses ovules primordiaux ; ceux-ci évolueront chez la femelle et rétrograderont chez le mâle ; ces éléments, ces *ovules corticaux* ont donc la signification précise d'éléments femelles. — Plus tard se développent, dans la partie centrale de l'ébauche, les cordons médullaires; ils sont différenciés sur place et ne proviennent pas du corps de Wolff comme le voudrait Weldeyer ; ces cordons reçoivent une empreinte sexuelle par la formation d'ovules primordiaux dans leur épaisseur ; ces cordons sont l'ébauche des tubes séminifères et les *ovules médullaires* sont les futurs ovules mâles. Chacune de ces formations, épithélium germinatif et cordons médullaires se développent dans l'un et l'autre sexe ; « c'est là un témoignage de l'hermaphrodisme « réel, de l'hermaphrodisme organique de Geoffroy Saint-Hilaire (*l. c.*) ». — Enfin, vient une époque où les ovules corticaux disparaissent dans le testicule, le laissant une glande uniquement mâle ; les ovules médullaires de l'ovaire disparaissent relativement un peu plus tard. Chez les mammifères, on peut observer aussi l'hermaphrodisme primitif des glandes génitales. Ainsi, chez le jeune chat, après que les testicules sont déjà formés avec leurs cordons médullaires à disposition radiée et avec une albuginée différenciée, l'épithélium germinatif s'épaissit fortement et des ovules primordiaux s'y différencient ; en quelques points, cet épithélium fonctionne et pousse des cordons dans la couche superficielle de l'albuginée ; plus tard, il rétrograde et se transforme en endothélium. « Je n'hésite « pas à voir là l'ébauche d'un ovaire rudimentaire et

« non pas un vestige du processus qui aurait produit « les tubes seminifères, puisqu'au début l'épithélium « ne contient pas d'ovules et reste étranger à la for- « mation des cordons sexuels mâles (*l. c.*) ».

Kopsch et Szimonowicz (96) admettent que l'épithélium germinatif est divisé en deux régions, l'une de nature mâle, l'autre de nature femelle. Les exemples émis par Bourne, Ridewood, Smith chez *R. temporaria* et par La Valette Saint-George chez *Triton tœniatus* pourraient s'accorder avec cette hypothèse ; mais pareille interprétation ne pourrait pas servir pour les cas où les œufs se trouvent irrégulièrement disséminés dans le tissu du testicule.

Pour d'autres auteurs, les éléments sexuels mâles et femelles ne se développent pas aux dépens de deux parties anatomiquement séparées l'une de l'autre, mode qui leur assignerait une origine et une signification histologique différentes. D'après Semper, chez les Plagiostomes (76), les éléments mâles et femelles proviendraient également de l'épithélium germinatif. Les ovules primordiaux s'entourent d'une couche de cellules formant ainsi chez la femelle les follicules ovariens, chez les mâles les ampoules testiculaires ; chez les premières, l'ovule primordial se développe seul ; chez les mâles, au contraire, il entre en dégénérescence, et ce sont les cellules épithéliales qui l'entourent qui se développent.

Je n'insisterai pas sur les opinions avancées par Minot (77), van Beneden (74), car elles concernent la spermatogénèse d'invertébrés. Tous deux admettent que les noyaux satellites du testicule représentent les éléments femelles ; inversement les globules polaires représentent dans l'ovogénèse les éléments mâles.

Balbiani (79) s'est formé une conception de l'hermaphrodisme primitif glandulaire qui dérive du même ordre d'idées que celui dont nous venons de parler, mais qu'il pousse à l'extrême et qui est d'une très grande complication. Les glandes génitales des vertébrés présentent un véritable hermaphrodisme; or, cette expression signifie la réunion de deux sortes d'éléments sexuels dans le même organe, voire même dans une seule capsule ; cet état de la glande pourrait être caractérisé par le nom d'*hermaphrodisme histologique*. Mais Balbiani ne s'en tient pas à l'existence représentative dans la glande d'un sexe des éléments du sexe opposé ; ces derniers jouent un véritable rôle. Dans la spermatogénèse des Plagiostomes on peut se rendre compte de l'importance de ce rôle : l'élément femelle bourgeonne, sur toute sa périphérie, de petites cellules qui s'unissent aux cellules pariétales ; ce phénomène pourrait être comparé à une sorte de fécondation par laquelle l'élément central produirait sur l'élément périphérique une stimulation. Chez les Amphibiens, l'ovule placé au centre des petits follicules adhérents à la paroi des tubes testiculaires ne donne pas des signes aussi manifeste de son activité physiologique, son influence s'exerce sur une seule des cellules épithéliales qui devient, plus tard, un spermatoblaste. Chez les mammifères l'ovule disparait par métamorphose avant l'époque à laquelle les spermatozoïdes commencent à se développer. Peut-être pourrait-on voir dans cette disposition un phénomène d'absorption des éléments femelles par les cellules épithéliales, mais survenant à une époque plus prématurée que chez les Plagiostomes. Dans cette hypothèse,

on pourrait comparer la production des spermatozoïdes chez les mammifères à une sorte de génération alternante ou de parthénogénèse des éléments histologiques du testicule. — Dans la formation de l'œuf ovarien se passent des phénomènes de même ordre. La vésicule embryogène (c'est ainsi que Balbiani appelle le corps vitellin), est une véritable cellule qui provient du bourgeonnement de l'une des cellules épithéliales qui entourent l'œuf, c'est-à-dire d'une cellule analogue aux cellules séminales; c'est sous l'influence de cette sorte de fécondation exercée par la cellule embryogène que se forme le germe.

De tout cet édifice élevé par Balbiani, il ne reste rien aujourd'hui : le corps vitellin n'est pas une cellule, pas plus que l'ovule mâle des Plagiostomes ne bourgeonne de petites cellules; il n'y a pas de copulation des éléments ni d'alternance de génération. Y a-t-il davantage une différence de signification sexuelle entre l'ovule primordial et les cellules épithéliales qui l'entourent? En d'autres termes, les cellules épithéliales du follicule de Graaf représentent-elles des éléments mâles et sont-elles les homologues des cellules de la lignée séminale, alors que dans les jeunes testicules, les cellules séminales proviendront toutes des cellules épithéliales et l'ovule primordial, représentant d'un jeune œuf, dégénèrera?

Sabatier a édifié à propos de ses recherches sur la spermatogénèse une théorie célèbre (83-86). D'après lui, l'épithélium des follicules de Graaf est produit par un bourgeonnement des ovules primordiaux. Les filaments séminaux se forment de même par bourgeonnement intraprotoplasmique d'un ovule mâle homologue

de l'ovule femelle primordial : les filaments séminaux deviennent donc comparables aux cellules folliculeuses de l'œuf. Donc, chaque cellule sexuelle primordiale serait hermaphrodite ; dans la différenciation de chaque sexe l'un des deux genres d'éléments arrive à son plein développement et l'autre représente un reliquat. Si la séparation primitive ne s'opérait pas, il y aurait parthénogénèse. Par cette théorie pourraient s'expliquer aisément les cas d'hermaphrodisme normal ou accidentel que l'on rencontre chez les Vertébrés.

Prenant (92) a émis l'hypothèse que la cellule accessoire du testicule, la cellule de Sertoli, représente dans cet organe l'élément femelle ; inversement, dans l'ovaire, l'épithélium folliculaire représente l'élément mâle. Le noyau de ces cellules accessoires, avec son volumineux nucléole rappelle absolument la structure d'un ovule primordial ; son origine est aussi la même. Au début, le tissu du jeune testicule est formé fondamentalement par les cellules épithéliales qui y sont en grande majorité ; quelques-unes de ces cellules épithéliales morphologiquement indifférentes, se différencient pour former des éléments à noyaux nucléolés, les œufs primordiaux. Ces éléments peuvent se multiplier pendant quelque temps ; puis, avec l'âge, leur activité proliféatrice et leur vitalité diminuent, ils dégénèrent et s'atrophient, laissant seules les cellules épithéliales. « Celles-ci, en même temps qu'elles s'essayent à « donner naissance à une lignée séminale et qu'elles « manifestent ainsi par leurs produits un état de « différenciation sexuelle qu'on ne pouvait pas leur « soupçonner jusqu'alors, forment d'autre part une « dernière fois des cellules nucléolées, des œufs pri-

« mordiaux en réalité, qui persisteront jusqu'à la fin « de la période spermatogénétique de la vie, sans plus « jamais se diviser ainsi que Sertoli et d'autres après « lui l'ont fait observer. « Mais la signification femelle de cette cellule de Sertoli n'est ontogénétiquement que *relative*. « Elle est relative en ce que nous n'accordons « au terme élément femelle que la valeur d'une « différence. Mais comme les cellules épithéliales « deviennent mâles en prenant le type séminal et que « nous partons d'un stade indifférent, ce qui reste du « complexus cellulaire de la glande génitale doit être « forcément considéré comme femelle, encore que les « caractères sexuels de ce résidu n'arrivent jamais à « se manifester, encore que l'élément femelle ne donne « jamais, si l'on peut dire, la preuve de son sexe. » Mais il y a une sorte de balancement entre les degrés de développement de l'un et de l'autre ; « il en résulte « qu'ontogénétiquement plus les éléments mâles seront « mâles moins aussi l'élément femelle sera femelle. » C'est pourquoi la sexualité femelle des cellules accessoires du testicule est surtout marquée avant l'époque de la puberté, quand elles existent à l'état d'ovules primordiaux dans l'épithélium indifférent.

Les recherches récentes semblent bien défavorables à toutes ces hypothèses de dualité sexuelle des éléments de la glande génitale. Dans le jeune testicule, les cellules que l'on nomme ovules primordiaux proviennent d'une différenciation des cellules épithéliales ; sans doute, parmi les premières formées, beaucoup dégénèreront, mais peu à peu les autres cellules sexuelles seront de mieux en mieux caractérisées et ce seront les spermatogonies. Les cellules épithéliales

qui, chez l'adulte, seront les cellules de Sertoli, peuvent à un moment quelconque se transformer en cellules de la lignée séminale et, en attendant, elles jouent, comme l'a montré Regaud (1900), de même que l'épithélium folliculaire, un rôle de sécrétion qui sert à la nutrition des éléments sexuels. Inversement il est probable que les cellules de l'épithélium folliculaire ont la capacité de se transformer en ovules ; d'après ce que j'ai vu chez *Sargus annulatus*, il me semble que lorsqu'un follicule ovarien s'est atrésié, qu'il y a eu une prolifération de cellules épithéliales, l'une de ces cellules peut se différencier à son tour et constituer un jeune œuf. Au lieu d'opposition entre les deux sortes d'éléments d'un follicule, il y a donc homologie ; au lieu d'une différence entre les éléments qui arriveront à maturité dans les deux sexes, il y a identité.

Il ne me semble donc pas possible de parler d'un hermaphrodisme histologique au sens de Balbiani, de Sabatier ou de Prenant. Il est inutile aussi d'insister longuement pour combattre les idées de Laulanié sur son hermaphrodisme glandulaire; toutes les recherches récentes vont à l'encontre des données de cet auteur. Et d'abord, comme l'a fait remarquer Prenant (92), si les cordons médullaires se différencient *in situ*, ils ne sont pas en opposition complète avec les cordons corticaux, car tous les éléments de l'ébauche génitale ont la même valeur embryogénique. Bouin (1900) a bien fait voir que chez *Rana temporaria* les ovules primordiaux se forment aussi bien aux dépens de l'épithélium de revêtement de l'ébauche génitale que des cellules mésodermiques. Winiwarter (1900) a montré que les cordons médullaires des

mammifères proviennent bien d'un bourgeonnement épithélial, mais dans la région rapprochée du hile de l'organe. Qu'il y ait plus tard une localisation dans le développement des éléments génitaux, que les éléments sexuels femelles se développent près de la surface de la glande et les éléments mâles dans la profondeur, rien d'étonnant puisque ces situations sont en rapport avec leurs voies d'élimination ; il serait absurde de penser qu'il en puisse être autrement dans une espèce, car si les éléments sexuels n'étaient plus en rapport avec leurs voies d'excrétion, les individus ne pourraient pas se multiplier ; rien ne prouve non plus que l'activité tardive de l'épithélium germinatif du jeune chat représente une formation ovarienne ; il n'est pas étonnant que cette poussée s'arrête puisque les boyaux cellulaires rencontrent l'albuginée déjà formée. N'est-il pas plus simple de comparer ce phénomène à ce que l'on voit chez les Plagiostomes, où il y a formation pendant toute la vie de nouveaux éléments testiculaires aux dépens de l'épithélium germinatif? Si abandonnant les vertébrés supérieurs, on passe aux poissons osseux, au lieu de trouver un hermaphrodisme encore plus accentué de la jeune glande génitale, ainsi que cela devrait être, on constate au contraire une identité complète dans le développement des deux sexes.

Il semble donc, par ce qui précède, que nous sommes obligés d'abandonner complètement toute idée de dualité sexuelle des éléments des ébauches génitales. Il est donc bien difficile de parler d'hermaphrodisme primitif anatomique. Il est vrai qu'on pourrait songer alors à un hermaphrodisme physiologique des élé-

ments ; ceux-ci auraient une tendance hermaphrodite ; il possèderaient en eux à la fois les potentialités mâle et femelle ; mais l'une seulement de ces potentialités arriverait à effet. C'est là une question purement spéculative ; on ne peut dire qu'une cellule est d'un sexe que lorsqu'elle est bien différenciée dans le sens de ce sexe ; le sexe n'existe réellement bien qu'à l'époque de la maturité sexuelle. On ne peut pas dire d'un jeune individu qu'il est hermaphrodite, parce qu'on ne voit pas encore s'il se différenciera en mâle ou en femelle ; hermaphrodisme signifie *état à la fois mâle et femelle* et ce jeune individu n'est encore bien ni l'un ni l'autre. Il est vrai que ceux qui emploient cette expression, entendent qu'il a en lui les éléments grâce auxquels il peut se différencier soit en un mâle, soit en une femelle ; l'élément sexuel non différencié peut devenir ultérieurement un élément mâle ou femelle. Sans doute nous ne pouvons pas distinguer la moindre différence de constitution entre les éléments sexuels jeunes de l'un et l'autre sexe ; l'expression d'hermaphrodisme, par laquelle on désigne cet état, indique plutôt dans l'esprit de ceux qui l'appliquent, l'idée d'indifférence ou d'indétermination. Or, cet élément est il bien si indifférent, le sexe est-il bien indéterminé ? Les recherches récentes semblent prouver que le sexe de l'individu futur est déterminé de très bonne heure, la plupart du temps au moment de sa formation, c'est-à-dire au moment de la fécondation, parfois même, avant la fécondation ; le sexe futur est déjà déterminé par la nature de l'un des éléments sexuels. Quelqu'indifférenciées que soient les cellules sexuelles, la voie évolutive que suivra l'ébauche génitale est tracée à l'avance ; peut-être, en

vérité, chaque cellule prise individuellement est-elle apte à subir des influences qui la feront évoluer dans un sens ou dans un autre, mais ce serait en tout cas l'expression d'indifférence et non celle d'hermaphrodisme qu'il faudrait appliquer à cet état.

Je crois bien que c'est une explication analogue qu'il faut admettre pour l'apparent hermaphrodisme des voies génitales. Sans doute, les organes mâles et les organes femelles semblent se montrer simultanément, mais est-ce une raison pour admettre une véritable bisexualité ? Il est bien certain que nous nous trouvons là en présence de phénomènes biologiques sur le sens desquels nous ne sommes pas fixés, mais sont-ce les seuls ? L'apparition des caractères secondaires d'un sexe dans le sexe opposé est un problème jusqu'à présent irrésolu, mais il n'est pas logique de vouloir quand même admettre une solution quelconque. Je lis dans Guericolas ces mots : « On comprend mal « ce que vient faire chez le futur mâle ce canal de « Müller destiné à disparaître sans avoir joué le « moindre rôle dans l'évolution ontogénétique ». Effectivement, je ne sais pas comment il faut expliquer sa présence, mais je ne vois pas qu'elle m'oblige à admettre la constitution hermaphrodite de l'embryon. Au reste, ne voyons-nous pas, et pendant toute la vie, chez l'homme une paire de mamelles qui ne remplissent aucune espèce de rôle ? Trace de l'hermaphrodisme primitif, dira-t-on ? Mais elles continuent à évoluer et à se différencier, exactement comme chez la petite fille, longtemps après la naissance du garçon, c'est-à-dire alors que le sexe a déjà suivi une évolution très avancée et que les voies génitales internes

ne présentent plus de traces du tout du soi-disant hermaphrodisme. Du reste, avec les connaissances acquises aujourd'hui en biologie, on admettrait difficilement l'existence d'un état primitif de l'embryon qui ne serait pas aussi un état primitif de l'espèce. Si les ancêtres des mammifères ont jamais été hermaphrodites, ils ont cessé de l'être longtemps avant d'avoir commencé à allaiter leurs petits.

C'est généralement la croyance à l'hermaphrodisme primitif des Vertébrés qui est cependant, pour les biologistes véritables, la raison de la croyance à l'hermaphrodisme primitif de l'embryon ; les faits qu'ils avancent en faveur de leurs opinions s'étayent les uns les autres. L'hermaphrodisme de l'embryon est la répétition ontogénétique de l'hermaphrodisme des ancêtres de l'espéce. C'est, du reste, bien ce qu'entend Prenant : « Il importe de bien faire comprendre comment nous « entendons ce terme « élément femelle ». Nous lui « donnons d'abord une valeur phylogénétique en le « considérant comme étant vraisemblablement l'élé- « ment femelle de la glande hermaphrodite demeuré « dans celle-ci, lors de sa transformation en glande « unisexuée. »

Nombreux sont les auteurs qui admettent que l'hermaphrodisme est un état inférieur propre aux animaux les plus bas placés dans la série, alors que la diœcie est un mode de reproduction plus perfectionné, qui dérive du premier au cours de l'évolution phylogénétique. C'est ainsi que Gegenbauer (70) s'exprime: « Wir sehen nämlich, dass in den unteren « Abtheilungen berderlei Organen miteinander verei- « nigt sind... Mit einer Vertheilung beiderlei Organen

« auf verschiedene Individuen vollendet sich die « Geschlechtliche Differencierung. » Dans le développement des individus, la division des sexes provient de l'état hermaphrodite par l'atrophie de l'un ou de l'autre appareil. « Die Entwickelung zeigt nämlich, « dass auch an sehr hoch sich ausbildenden Appa- « raten eine primitive Vereinigung der Geschlechts- « organen existiert und dass das Individuum auf eine « gewissen Entwickelungsstadium hermaphroditische « Bildung darstellt. »

Hæckel (77) parle de la connaissance très importante que l'état sexuel le plus primitif est la bisexualité et que la division des sexes en est provenue secondairement. La bisexualité se trouve chez les animaux inférieurs de tous les groupes : « Tous les antiques « ancêtres invertébrés de l'homme, depuis les Gastréa- « des jusqu'aux Chordoniens ont été hermaphrodites... « C'est seulement dans le cours ultérieur de la « phylogénie que l'hermaphrodisme a fait place à la « séparation des sexes ou gonochorisme. » Hæckel s'appuie en grande partie, pour prouver son opinion, sur les travaux de Waldeyer sur le développement des organes génitaux.

Nous trouvons les mêmes idées sur l'état sexuel des animaux inférieurs chez Claus (80). « Die einfachste « und ursprünglichste Form des Auftretens von Ges- « chlechtsorganen ist die hermaphroditische. » On trouve l'hermaphrodisme chez tous les groupes, particulièrement chez les inférieurs, chez ceux qui se meuvent lentement (pulmonés, vers), ou qui sont isolés (endoparasites) ou fixés (cirripèdes, tuniciers, huîtres). L'hermaphrodisme passe à la division des

sexes par la formation unilatérale ses organes sexuels et l'atrophie simultanée des autres (*Distomum filicolle* et *hœmatobium*), chez lesquels il y a souvent des traces de l'ébauche hermaphrodite. Avec la division des sexes est atteint le mode le plus commun de reproduction sexuée pour la division du travail.

Mais la théorie de l'hermaphrodisme primitif des animaux inférieurs a aussi d'ardents ennemis. Steenstrup, après avoir nié complètement la possibilité de l'hermaphrodisme, est revenu sur son opinion ; mais il le considère non pas comme un état simple et primitif, mais comme un expédient par lequel peuvent être surmontées les difficultés pour le croisement des individus et la continuation de l'espèce.

Fritz Mueller (85) s'élève vivement contre cette opinion de la bisexualité primitive des métazoaires. Assurément la vie sexuelle atteint son plus haut développement chez les animaux à sexes séparés. On peut même ajouter que la bisexualité se présente chez les animaux inférieurs des groupes les plus différents, mais devons-nous admettre pour cela « Zwitterbildund « für die Trennung der Geschlechte die Unterlage « abgeben. » Sans doute la vie libre est une forme élevée ; mais est-ce que la vie parasite est inférieure, de telle façon que la vie libre en dérive ? Un simple coup d'œil suffit à montrer que les animaux inférieurs bisexués des différents groupes ne sont pas toujours des formes primitives :

Parmi les Vertébrés, *Serranus*, *Chrysophrys* appartiennent au groupe le plus récent des Téléostéens à vessie natatoire fermée. Les Tuniciers sont bisexués, mais ils semblent plutôt dériver des Vertébrés qu'en

être les ancêtres. La place des Bryozoaires et des Brachiopodes, qui sont hermaphrodites, n'est pas bien établie. Chez les Mollusques, les Céphalopodes ont les sexes séparés ; chez les Ptéropodes, ils sont réunis. Chez les Gastéropodes et les Acéphales, on trouve des espèces bisexuées et d'autres unisexuées ; le plus grand nombre des espèces de Gastéropodes hermaphrodites sont terrestres ou d'eau douce. Les Insectes et les Myriapodes sont unisexués ; il en est de même des Arachnides à l'exception des Tartigrades qui semblent arrivés à leur état inférieur plutôt secondairement que primitivement ; chez les Crustacés, on trouve la bisexualité seulement chez les espèces parasites ou immobiles. Les Vers rubannés et les Sangsues sont presque sans exception hermaphrodites ; quelques Distomes seulement ont les sexes séparés et c'est dans ce cas une nouvelle modification ; on peut en dire autant des *Convoluta*. Les Némertes ont presque toutes les sexes séparés ; les quelques *Borlasia* hermaphrodites ne peuvent pas être considérées comme des formes primitives. Les Nématodes ont les sexes séparés ; exception doit être faite pour *Ascaris nigrovenosa* dont la génération parasite dans le poumon de la grenouille est hermaphrodite, tandis que la génération libre est unisexuée.

Les sangsues sont hermaphrodites, mais elles semblent dérivées des Oligochètes : ceux-ci sont hermaphrodites, tandis que les Polychètes sont presque tous à sexes séparés ; il n'y a qu'une espèce de Polychète libre hermaphrodite, c'est *Nereis massiliensis*, qui est un Polychète très élevé. Au contraire chez les Polychètes sédentaires, il y a des formes hermaphrodites nom-

breuses dans les genres *Protula*, *Spirorbis*. Dans le genre primitif *Polygordius*, il y a des espèces hermaphrodites et d'autres unisexuées. Dans la g. *Myzostoma* on trouve des sexes séparés, des sexes séparés avec traces d'hermaphrodisme, l'hermaphrodisme avec des mâles, l'hermaphrodisme sans mâles. D'après Beard qui les a étudiés, l'hermaphrodisme y a probablement toujours pour origine un état unisexué. Tous les Echinodermes ont les sexes séparés ; la seule exception, le Synapte, est un groupe dérivé. Chez les Cœlentérés il y a des genres bisexués et d'autres unisexuées.

Ainsi dans aucun groupe d'animaux on ne trouve l'hermaphrodisme à la base ; cet état ne s'est pas développé aux dépens d'une base commune, mais comme une concordance dans des conditions de vie très analogues, par un phénomène de convergence. Si on opère une revue semblable à celle que nous venons de faire en prenant pour guide le degré de complication des organes sexuels, on voit que les animaux hermaphrodites sont parmi ceux dont l'appareil génital est le plus compliqué, comme les Pulmonés, les Sangsues, les Turbellariés hermaphrodites.

On peut ajouter aux indications de F. Mueller quelques détails complémentaires : ainsi chez les Mollusques, les Pulmonés, les Opisthobranches et les Ptéropodes, qui ne représentent qu'un cas particulier des précédents, sont les plus évolués des gastéropodes ; ces animaux sont hermaphrodites. Pelseneer indique bien qu'ici l'hermaphrodisme est une acquisition nouvelle (95). Il y a de nombreuses formes de polychètes libres hermaphrodites : Korschelt (91) a montré que c'est le cas pour *Ophryotrocha* on trouve l'hermaphro-

disme chez un bon nombre d'Hesionidés ; chez les Myzostomidés, hermaphrodites protandriques, Wheeler (97) distingue deux types, suivant que la phase hermaphrodite est fonctionnelle ou non. Parmi les Echinodermes, l'*Asterina gibbosa*, l'*Amphiura* sont hermaphrodites.

Montgomery (95), passant en revue les différentes sortes d'hermaphrodisme chez les Métazoaires, considère que ce n'est pas un état primitif. Là où, après et avant le stade hermaphrodite d'un animal il y a un état dioïque, c'est que l'animal n'a pas seulement des ancêtres dioïques mais le redevient à nouveau.

Maupas (1900), dans une étude récente, dans laquelle il décrit un grand nombre de formes de Nématodes hermaphrodites protandriques, se livre à des considérations sur l'origine de la bisexualité. D'abord, pour lui, ces Nématodes hermaphrodites descendent de formes qui ne l'étaient pas, et les quelques individus mâles que l'on rencontre parfois ne sont que des manifestations ataviques d'un ancien état dioïque. Mais il va plus loin : « Pour nous, l'état hermaphrodite ne « correspond pas et n'a jamais correspondu à une « phase phylogénétique de l'évolution animale ». Si l'on considère que l'on peut rencontrer côte à côte dans certains groupes la dioïcité, l'hermaphrodisme et même la parthénogénèse, il faut avouer que cette juxtaposition d'état sexuels si divers, est bien la preuve qu'ils ne relèvent d'aucune filiation héréditaire, qu'ils ne correspondent à aucun stade phylogénétique.

On voit que l'accord est loin d'exister au sujet de la théorie de l'hermaphrodisme primitif des animaux inférieurs ; elle a à la fois des partisans et des adversaires

déterminés. Il faut bien avouer que les arguments des uns et des autres, s'ils sont attrayants par certains côtés, présentent, d'autre part, des points faibles; dans ces conditions, il est impossible de se faire une opinion ferme. Au reste, il faut avoir des prétentions plus modestes et ne pas envisager la série animale dans son ensemble; nous pouvons dire, avec Caullery et Mesnil, « qu'il est téméraire de chercher, d'une façon générale, « si l'hermaphrodisme est l'état primitif des Métazoai- « res ou si, au contraire, c'est la diœcie. Nous ne pou- « vons nous poser ce problème que pour des groupes « particuliers, modifiés sous l'influence de facteurs « particuliers tels que le parasitisme; les ancêtres « d'un groupe actuel peuvent, au cours de la phylo- « génie, avoir passé plusieurs fois par des alternatives « de diœcie et d'hermaphrodisme ».

Limitons-nous donc au groupe des Vertébrés; il est déjà bien vaste, infiniment plus étendu qu'un de ces « groupes particuliers » auxquels Caullery et Mesnil font allusion. Mais le problème reste, en somme, limité aux Vertébrés inférieurs; on peut donc admettre que la question soit posée dans ces conditions.

Il est bien certain qu'il faut d'abord éliminer les Tuniciers, car ils ne représentent pas les ancêtres directs des Vertébrés, mais tout un groupe, voisin ou descendant de ces ancêtres directs, modifié complètement par l'adaptation à la vie fixée. Sans doute ils sont hermaphrodites, mais ils peuvent avoir acquis cet hermaphrodisme au cours de leur évolution en tant que Tuniciers, et il n'y a aucune preuve de la bisexualité de leur souche primitive. L'hermaphrodisme est surtout fréquent dans les conditions où se trouvent les

animaux fixés et les animaux parasites tels que les Tuniciers, les Bryozoaires, les Cirripèdes, les Bopyridés, les Vers parasites, les Annélides sédentaires; il n'est pas impossible que certaines de ces conditions en soient des causes déterminantes.

L'animal que tout le monde s'accorde à reconnaître comme le Vertébré primitif par excellence, l'Amphioxus, n'est pas hermaphrodite. Sans doute, Langerhans a signalé chez lui un hermaphrodisme glandulaire accidentel, mais c'est loin d'être un cas général, car je n'ai trouvé rien de semblable signalé par d'autres auteurs, et les glandes génitales de cet animal que j'ai examinées moi-même étaient parfaitement normales.

Chez les Cyclostomes, nous n'avons de documents que sur *Pétromyzon* et *Myxine*. Chez le premier de ces animaux, la diœcie est la règle générale; il peut y avoir, ainsi qu'on l'a montré, un peu d'hermaphrodisme glandulaire rudimentaire, mais ce fait a le caractère d'une exception: *Petromyzon* est bien un animal unisexué; *Myxine* est franchement hermaphrodite, mais elle vit dans un état sub-parasitaire, ce qui serait plutôt un argument à l'encontre de l'hermaphrodisme primitif. *Bdellostoma* n'est pas hermaphrodite.

En somme, chez les Vertébrés inférieurs, il n'est pas possible de dire si cet état bisexué, que l'on rencontre dans un genre, est un état primitif ou s'il est acquis secondairement. En tous cas, si ce groupe descend d'ancêtres bisexués, si l'hermaphrodisme y est primitif, cet état est déjà en bonne voie de disparition, puisqu'il est inconstant, suivant le genre que l'on

considère, et que, chez la myxine même, il n'est pas absolument constant, quelques individus restant mâles. Donc, même chez cet animal, l'hermaphrodisme ne serait plus qu'un reliquat d'un état extrêmement ancien, antérieur à l'*Amphioxus*. Les ancêtres, régulièrement hermaphrodites des Vertébrés, ne pourraient donc être rangés dans cet embranchement lui-même.

Du reste, chez les animaux immédiatement supérieurs aux Cyclostomes, la diœcie est la règle constante ; je ne crois pas qu'on ait signalé de bisexualité chez les Dipneustes ni chez les Holocéphales ; chez les Sélaciens, si nous écartons le prétendu hermaphrodisme de Balbiani, la bisexualité semble rare ; chez les Ganoïdes il y en a des cas tout à fait isolés ; chez les Téléostéens, un simple coup d'œil suffit pour voir que l'état inférieur d'un groupe n'est nullement un facteur important pour la fréquence des cas de bisexualité que l'on y rencontre ; les espèces les plus éloignées peuvent se trouver rapprochées à ce point de vue ; des espèces voisines montrent des prédispositions très différentes. Si l'hermaphrodisme est fréquent chez *Clupea harengus* on le trouve aussi répandu chez les Gadidés, chez la Perche. Mais ce qu'il y a de plus remarquable, c'est l'hermaphrodisme normal de quelques espèces. Les Serrans, sont anatomiquement des Téléostéens supérieurs ; géologiquement ils semblent n'être apparus que relativement tard. Les genres *Sargus*, *Chrysophrys*, *Pagellus*, etc., représentent aussi des poissons très différenciés. Ici, comme pour l'hermaphrodisme anormal, il y a une très grande différence entre des espèces voisines ; *Box salpa* est presque toujours hermaphrodite,

tandis que *Box boops* ne semble pas l'être du tout. Il me semble qu'il serait bien difficile de voir dans l'état bisexué de ces poissons un argument en faveur de l'hermaphrodisme primitif des Vertébrés : pourquoi serait-ce justement chez des Téléostéens supérieurs que cette constitution se serait conservée, alors que les autres ne montrent rien de semblable ? Chez les Batraciens, alors que l'hermaphrodisme est rare chez les Urodèles, il est fréquent chez les Anoures ; l'organe de Bidder est sans doute l'homologue d'un ovaire, au point de vue morphologique, mais c'est bien certainement un organe d'acquisition récente.

En somme, toutes les notions zoologiques que nous pouvons appeler à notre aide nous montrent ceci : si l'hermaphrodisme existe chez quelques uns des Vertébrés inférieurs, il n'est pas certain qu'il soit le reliquat d'un état primitif tout à fait général chez les ancêtres de ces Vertébrés ; on n'a pas de meilleur argument, pour admettre cette signification que pour penser à une différenciation secondaire de l'espèce considérée. Mais en tous cas, si cet état est le représentant de l'hermaphrodismeprimitif, il se présente avec tous les caractères d'une condition en voie de disparition phylogénétique, inconstante dans les groupes et même dans les espèces considérées. Que l'on songe maintenant à la distance énorme qui sépare de ces Cyclostomes un poisson comme un Serran ou une Dorade ; l'hermaphrodisme ne se rencontre chez aucun des animaux que nous pouvons nous figurer comme représentants des stades parcourus par ces derniers poissons dans leur évolution phylogénétique ; comment peut-on penser que nous assistions là à un phénomène de retour en arrière?

Si le Serran ou la Dorade offraient dans leurs propriétés sexuelles la répétition d'une fonction primitive, ne devrait-il pas y avoir aussi chez eux une structure primitive des organes ? Evidemment, chez le Serran, la portion testiculaire de la glande est postérieure, comme chez la Myxine, mais elle forme deux bandelettes qui s'avancent beaucoup plus du côté externe ; la forme est bien définie et ne ressemble pas du tout à celle de la Myxine. La cavité ovarienne et l'oviducte sont tout à fait ceux d'un des groupes voisins de Téléostéens. Le canal déférent se forme bien par fissuration de l'ébauche de la glande comme chez les autres Téléostéens, mais il est évident qu'il représente ici une néoformation. Chez les *Sparidés* hermaphrodites, les deux portions de chaque glande sont allongées parallèlement l'une à l'autre, ne rappelant en rien la disposition des Cyclostomes, alors que la constitution est absolument voisine de celle des Sparidés qui ne sont pas hermaphrodites.

Pour dire que l'hermaphrodisme s'est propagé phylogénétiquement sans interruption des Vertébrés inférieurs aux Serrans et aux Sparidés, il faudrait ou bien trouver des représentants hermaphrodites des principaux stades intermédiaires, ou bien avoir chez le Serran ou la Dorade une constitution tout à fait simple des organes génitaux rappelant celle des Cyclostomes ; ni l'une ni l'autre de ces alternatives ne correspond à la réalité ; il faut donc s'abstenir de faire une une hypothèse absolument gratuite que rien ne pourrait justifier.

On a encore moins de droit de parler d'hermaphrodisme primitif en ce qui concerne les Vertébrés supérieurs ; c'est surtout l'histoire du développement

de leurs conduits génitaux qui est la cause d'une croyance si généralement répandue. Je me suis suffisamment étendu déjà sur l'insuffisance des preuves qui permettraient d'admettre cet hermaphrodisme dans leur développement ontogénétique. Mais la phylogénie reste encore plus muette à cet égard. Si les Vertébrés primitifs peuvent à la rigueur être hermaphrodites, c'est un état limité à ceux qui n'ont pas de voies génitales différenciées ; nous n'avons aucune preuve que les deux sortes de voies génitales aient coexisté d'une façon active chez un Vertébré quelconque. Chez les Sélaciens eux-mêmes, l'hermaphrodisme n'existe pas et rien ne prouve qu'il ait jamais existé avec leur plan d'organisation. D'après certains auteurs, le plan d'organisation des organes génitaux des Vertébrés supérieurs n'est pas dérivé de celui des Sélaciens ; d'après Jungersen (89) chez les Sélaciens, l'oviducte est dû au dédoublement du canal de Wolff, tandis que chez les amniotes il se forme par un épaississement péritonéal et serait plutôt l'homologue de l'oviducte des Téléostéens. Quel que soit le côté vers lequel on se retourne, il n'existe pas une présomption qu'un Vertébré ait pu fonctionner normalement comme hermaphrodite avec un plan d'organisation sexuelle homologue de celle des amniotes. Il paraît donc tout aussi abusif de parler d'hermaphrodisme primitif, quand il s'agit des anomalies que l'on rencontre chez eux que lorsqu'on trouve une espèce hermaphrodite parmi les Téléostéens supérieurs.

IX

Essai d'une théorie du développement de l'hermaphrodisme.

L'opinion que je viens de soutenir rend évidemment beaucoup plus difficile à la fois l'explication de l'hermaphrodisme normal et celle de l'hermaphrodisme tératologique. Dans l'hypothèse de l'hermaphrodisme primitif, tout pouvait provenir d'un simple arrêt de différenciation; il suffisait de supposer que l'influence, qui occasionne la cessation du développement de l'un des deux appareils préexistant à l'état embryonnaire, ne se faisait pas sentir, pour une raison ou pour une autre ; c'est peut-être cette facilité d'interprétation qui a été la cause de la faveur dont ont joui les différentes théories de l'hermaphrodisme primitif. Maintenant il nous faut, au contraire, bâtir de toutes pièces; il nous faut montrer comment la bisexualité peut apparaître et quelles en peuvent être les causes déterminantes; ce serait assurément trop de prétention que de dire la chose possible actuellement.

Il faut nous reporter, avant d'édifier une théorie quelconque, aux faits que nous connaissons et qui

sont capables de nous donner quelqnes présomptions. Il faut d'abord envisager une partie du problème, la plus simple, celle où les documents sont les plus nombreux. Voyons d'abord comment le tissu génital peut devenir hermaphrodite ; après nous pourrons embrasser l'ensemble de la question.

Laissons de côté les cas où l'hermaphrodisme glandulaire est bien parfait, où la séparation des sexes est aussi tranchée dans la glande elle-même que dans ses conduits excréteurs. Les faits les plus intéressants nous sont fournis par ces cas d'hermaphrodisme rudimentaire qu'on rencontre chez certains poissons ou chez certains batraciens, comme la formation d'œufs en quelque point du tissu testiculaire.

Born (93) dit incidemment, à propos de ses cas d'hermaphrodisme, que les parties élémentaires de la glande sexuelle indifférente possèdent la propriété de se développer dans les deux directions. La poussée nécessaire pour donner la première impulsion dans une direction donnée et commencer ainsi la chaîne des transformations successives, peut laisser çà et là une cellule de l'épithélium germinatif, de sorte que cette cellule, en se bornant à grossir, commence à se transformer en œuf.

La Valette Saint-George, dans son cas d'hermaphrodisme chez le Triton, admet que quelques spermatogonies se sont montrées infidèles à leur vocation et, au lieu de se multiplier pour former par leurs divisions une certaine quantité de spermatocytes, se sont engagées dans une voie plus courte où une simple croissance les transforme en œufs.

Mitrophanow se demande si les gros éléments

qu'il décrit dans le testicule sont bien de vrais œufs; il lui semble plus naturels de les considérer comme des éléments germinatifs indifférents qui ont conservé leur caractère primitif et se sont arrêtés dans leur développement ultérieur, après avoir marqué une tendance à se transformer en œufs; cependant dans quelques cas on a bien à faire à des œufs.

Friedmann pense que l'on peut admettre que quelques cellules encore indifférentes de l'épithélium sexuel d'un mâle futur peuvent s'engager dans une direction de développement femelle. Mais cette possibilité ne peut exister qu'autant que les cellules sont encore indifférentes et non quand elles sont déjà transformées en spermatogonies.

A un point de vue plus général, Maupas (1900) insiste sur ce que les divers cas d'hermaphrodisme embryonnaire, accidentel et normal, sont simplement un nouveau témoignage en faveur de l'identité et de l'équivalence des éléments génitaux. Ils en sont la conséquence logique et nécessaire.

Mais nous devons essayer de pénétrer plus avant dans la question et en examiner les détails.

Quand il y a formation d'œufs dans la glande génitale, nous avons vu que cette particularité coïncide avec un ensemble de phénomènes, général dans les glandes génitales, mais ici exagéré. Le cours de l'évolution des éléments glandulaires manque de régularité; il y a des divergences dans leurs sorts respectifs. Beaucoup échappent à la loi générale qui voudrait leur transformation finale en œufs ou en spermatozoïdes et ils aboutissent à édifier tantôt une forme cellulaire, tantôt une autre; les uns dévient alors qu'ils

ont déjà commencé leur cycle spermatogénétique et ils aboutissent alors à une des nombreuses formes connues d'atrophie ; les autres ne s'engagent pas dans cette voie et produisent les différents types de cellules à fonctions déterminées ou non ; enfin certains prennent la voie du développement ovogénétique.

Il n'est pas difficile de comprendre pourquoi ils s'engagent en somme assez facilement dans cette direction : évidemment, s'ils étaient tout à fait indéterminés, ils devraient pouvoir se transformer en cellules hépatiques ou nerveuses ; mais avant d'être déterminés comme éléments mâles ou femelles, ils sont déterminés comme éléments reproducteurs. S'il est trop hardi de vouloir résoudre le problème de la primitivité de l'hermaphrodisme ou de la diœcie aux plus bas degré de la série animale, il est bien certain que la reproduction asexuée a été le premier mode de développement au commencement de l'évolution des êtres. Les éléments reproducteurs sont d'abord éléments reproducteurs ; ils deviennent mâles ou femelles ensuite. Car, comme le fait remarquer Maupas, au point de vue de la biologie générale, les éléments mâles et femelles ne représentent pas deux entités opposées et distinctes, répondant l'une à la nature féminine, l'autre à la nature masculine ; ce que nous rangeons en deux catégories, ce sont les manifestations secondaires d'un seul élément primordial, la cellule germinative génitale. On comprend donc que ces cellules puissent hésiter à s'engager dans une voie de développement ou dans l'autre, mais qu'elles choisissent souvent l'une des deux.

Bref, l'étude histologique des glandes sexuelles nous

montre que tout se passe comme si le sort des éléments de l'ébauche sexuelle était mal déterminé, comme si ces éléments étaient réellement indifférents et tiraillés de différents côtés. Cela concorde-t-il avec les données générales que nous possédons sur le développement du sexe chez les animaux ?

On a admis et on admet souvent encore que différentes causes extérieures pouvaient avoir une influence sur la détermination du sexe des larves de quelques espèces. Mais si la chose est possible dans certains cas, le fait semble loin d'être général ; pour certains animaux le sexe est déterminé dès avant la fécondation ; mais pour la majorité il semble l'être au moment même de cette fécondation, c'est-à-dire de la formation de l'individu et rien alors ne peut plus le modifier.

Mais, cela étant posé, on peut se demander ce qui est déterminé dans cette détermination du sexe. Steenstrup, nous l'avons vu, admet que chez un mâle chacune même des plus petites parties est mâle, chez une femelle, chacune même des plus petites parties est femelle. Eh bien ! c'est peut-être en cela que consiste l'erreur. Nous ne pouvons pas avoir la prétention de savoir ce qu'est cette détermination du sexe si précoce et si rigoureuse dans son ensemble. Mais si cette détermination amène d'une façon presque forcée l'individu à produire des éléments mâles ou femelles, il n'en est pas moins vrai que nous ne sommes pas en état de prédire le sort individuel de chacun des éléments qui constituent l'ébauche génitale.

Ce phénomène, que l'on pourrait peut-être appeler de l'*indétermination élémentaire*, est bien un fait général pour tout l'organisme : une gouttière ectoder-

mique se différencie dans l'embryon ; nous savons bien qu'elle produira le système nerveux central, que tout ce système nerveux se développera de façon à suffire à toutes ses fonctions ; mais si nous considérons une cellule de cette gouttière, son sort est absolument incertain : restera-t-elle une cellule épendymaire, deviendra-t-elle une cellule glanglionnaire ou névroglique, ou dégénèrera-t-elle après une courte existence et un essai infructueux de différenciation ? Voilà une question qu'il est impossible de résoudre. Peut-être le sort de cet élément spécial n'est il pas déterminé rigoureusement, peut-être même est-il contingent et dépendant de causes qui lui sont extérieures, telles que les actions nutritives ou autres qui s'exercent sur lui ou sur une cellule voisine. On pourrait ainsi multiplier les exemples et, pour un organe quelconque, du reste, on ne peut savoir si l'évolution normale ou l'atrophie d'une cellule est déterminée à l'avance.

Pour les organes sexuels, nous nous trouvons en présence d'une pareille incertitude sur le sort individuel de chaque élément. Et d'abord, dans un tube séminifère de Mammifère, par exemple, est-il bien certain qu'une cellule donnée de l'épithélium séminifère deviendra une cellule séminale ou une cellule de Sertoli ? Est-il bien certain que celle-ci puisse toujours, à un moment donné, se transformer en spermatogonie, ou n'est-il pas plus probable que son activité à ce point de vue est éminemment variable ? De même chez un Téléostéen, les cellules folliculeuses de la glande jeune, qui représentent les cellules de Sertoli, trouveront-elles ou non l'occasion de se transformer en cellules séminales ? Et dans un cas comme dans l'autre l'incertitude est ab-

solue au point de vue de l'heureux résultat du développement. Il suffit de songer au nombre considérable d'éléments qui dégénèrent à une phase quelconque. Probablement il faut invoquer souvent l'influence des causes environnantes, mais parfois aussi, peut-être, l'élément porte en lui la cause de son évolution spéciale ; il n'était pas déterminé rigoureusement vers la différenciation reproductrice.

Nous saurons encore moins, dans l'ébauche épithéliale des poissons osseux, quelles cellules se transformeront en cellules nutritives à sécrétion interne, quelles cellules pourront, dans certains cas, déverser une sécrétion dans le canal excréteur de l'organe. Et parmi toutes ces cellules qui sont individuellement mal déterminées, quelqu'une pourra ébaucher une évolution femelle de son développement, tantôt d'une façon partielle par son noyau, son cytoplasma, son archoplasma, tantôt d'une manière plus ou moins générale. Quelquefois cette impulsion sera forte et pourra arriver jusqu'à la maturation complète.

Cuénot considère comme probable que l'hermaphrodisme accidentel est dû à une altération du déterminisme normal, altération qui provient très probablement d'une anomalie dans la structure des gamètes sur lesquelles agissent les conditions déterminantes. On voit, d'après ce que j'ai dit, que ces conditions déterminantes générales n'agissent pas également sur chaque cellule de l'ébauche génitale.

Il faut compter avec deux facteurs dans la détermination du sort de chaque élément : il y a une série de *causes intrinsèques*, qui peuvent peut-être suffire à elles seules; par exemple lorsqu'une cellule sexuelle se trans-

forme en œuf en plein tissu testiculaire, alors que toutes les cellules voisines évoluent dans la voie séminale ; il y a aussi des *causes extrinsèques* qui s'allient souvent à l'indétermination de l'évolution individuelle.

I. — Parmi les causes extrinsèques de l'indétermination cellulaire, celles dont nous pouvons un peu nous rendre compte se traduisent par la situation de la cellule considérée.

L'effet de cette situation peut être en rapport avec la nutrition : ainsi, dans l'ovaire de *Sargus annulatus*, de *Smaris vulgaris*, les cellules sexuelles restées indifférenciées, les cellules à sécrétion interne, etc., sont surtout groupées autour des vaisseaux importants de l'organe. Dans le testicule de ces mêmes animaux, les éléments plus ou moins différenciés, ou à sécrétion ou à tendance ovulaire, sont assez généralement répandus loin des gros vaisseaux nourriciers.

Il y a aussi l'influence du voisinage des canaux excréteurs. J'ai bien montré que les cellules à tendance de développement femelle sont surtout abondantes dans les parois du canal déférent, dans la région où elles devraient nécessairement se développer si elles arrivaient à maturation et devaient être éliminées. Pour les éléments représentant des éléments mâles, dont les termes ultimes d'évolution n'auraient besoin que de voies étroites faciles à se frayer, même dans des masses cellulaires pleines, ils se forment dans une situation latérale où le développement général de la masse ovarienne n'est nullement gêné. Il est assez difficile de comprendre le genre d'action exercé par cette situation relativement aux canaux excréteurs. Evidemment, si l'on songeait à une influence atavique d'an-

êtres hermaphrodites, l'explication semblerait simple ; mais nous voulons rejeter cette considération. L'influence se comprendrait fort bien par son action sur les produits mûrs, dont l'élimination serait ainsi assurée, mais généralement les éléments avortent de bonne heure. Nous devons donc nous contenter d'enregistrer le phénomène en renonçant à l'expliquer.

Enfin, il y a l'effet du plus ou moins grand éloignement de la partie principale de l'organe. Il est certain que, dans le jeune testicule de *Smaris*, par exemple, un grand nombre de cellules périphériques ont une évolution irrégulière, soit utile, soit dégénérative. Dans les parties où les limites de la glande sont indécises, où du tissu testiculaire est disséminé à une assez grande distance, comme je l'ai montré pour *Serranus hepatus*, ou bien quand on approche de la partie tout à fait postérieure de la glande, là où elle passe au canal déférent, les formes de dégénérescence cellulaire ou d'évolution atypique augmentent dans une grande proportion. A côté de l'action de détermination générale de l'évolution de l'ébauche embryonnaire pour le sexe de l'individu tout entier, il faut compter avec une influence de la masse de l'organe sur chaque individualité cellulaire. Cette influence est surtout puissante dans la portion principale de la glande, mais dès que les limites en sont franchies, elle est beaucoup moins énergique. C'est là encore un phénomène qui se rattache à des faits histologiques bien connus et d'une signification générale. Les fibres de Purkinje, les cellules superficielles du foie d'un grand nombre d'animaux me semblent devoir leur évolution particulière à un phénomène du même ordre. C'est

la masse principale d'une ébauche organique qui se différencie histologiquement dans un sens bien net, et les parties périphériques, bien qu'ayant la même valeur morphologique, ne suivent pas le cours normal de l'évolution de leurs congénères. S'il est permis de ne pas faire complètement abstraction de la loi encore si mal connue de l'*induction histologique*, peut-être pourrons-nous penser que les forces inconnues représentées par les influences réciproques de toutes les cellules de l'organe sont surtout puissantes au centre de l'organe et qu'elles diminuent rapidement dès qu'on s'éloigne des limites où le tissu est dense et compact.

II. S'il nous est difficile de faire l'analyse des causes extrinsèques de l'évolution des cellules de l'ébauche sexuelle, la nature des causes intrinsèques sera encore plus difficile à élucider. Nous devons nous contenter de rechercher les particularités individuelles qui coexistent avec cette indétermination intrinsèque.

Au premier rang doit se placer l'influence de l'espèce. Il existe à ce point de vue une très grande différence entre les divers animaux que l'on considère. L'indétermination existe à un degré beaucoup plus prononcé chez la grenouille et le crapaud que chez les batraciens urodèles ; elle est bien plus fréquente chez *Smaris* que chez la plupart des autres Téléostéens.

La jeunesse de l'individu est aussi une cause importante de plasticité, de variabilité des éléments sexuels ; on sait combien sont intéressantes les formes cellulaires de la pré-spermatogénèse ; j'ai montré aussi comment le développement des œufs testiculaires était plus fréquent chez les jeunes *Smaris*. Chez *Sargus annulatus* les organes génitaux se spécialisent davantage avec l'âge dans un sexe déterminé.

Je rappelle encore une fois l'influence de la vie fixée ou parasite sur le développement de l'hermaphrodisme.

Toutes les actions générales qui entravent l'accomplissement de la fonction reproductrice se manifestent par un trouble qui est apporté dans l'évolution normale des éléments sexuels. On sait combien de maladies organiques amènent soit chez l'individu soit chez sa descendance une stérilité plus ou moins complète ; l'hérédo-syphilis, la tuberculose, l'alcoolisme en sont des exemples tristement célèbres. D'autres causes entravent la reproduction de l'espèce ; on sait combien d'animaux ne se reproduisent pas en captivité ; le changement de climat normal est souvent aussi une cause de stérilité.

L'hybridation se traduit par des actions très variées mais qui, presque toujours, diminuent dans une certaine mesure la fécondité des descendants. L'étude histologique des glandes génitales dans tous ces cas est encore bien insuffisante. Les études, que j'ai commencées à entreprendre sur le testicule du mulet, m'ont montré que les éléments sexuels ne se différencient que très peu ; mais, dans la limite de l'évolution qu'ils parcourent, ils montrent une excessive variabilité ; on y retrouve en abondance toutes les transformations et tous les modes de dégénérescence des éléments inférieurs de la lignée séminale qui ont pu être décrits. Dans l'ovaire d'un hybride loriot-serin, on retrouve des formes très variées d'atrésie des follicules de Graaf encore peu développés. Il est difficile d'imaginer une indétermination histogénétique plus complète que dans ces deux cas.

On comprend que toutes ces conditions où le développement des éléments séminaux est si indéterminé puissent offrir un vaste champ au développement des divers degrés de l'hermaphrodisme. Parmi tous ces produits variés de l'ébauche génitale, le nombre de ceux qui pénètrent dans la voie du sexe opposé peut être très notable. Il y a là un champ très vaste qui s'ouvre aux investigations et qui a malheureusement été à peine exploré. Chez l'homme, où l'on a cependant l'habitude de s'enquérir des antécédents morbides des sujets, on ne trouve guère d'indications dans les cas d'hermaphrodisme : il semble pourtant que dans bien des cas les grandes maladies organiques peuvent avoir une influence dans son étiologie. Les expériences de Standfuss sur les Lépidoptères ont montré que l'hybridation pouvait être un facteur d'une grande importance sur la détermination de l'hermaphrodisme (98).

L'idée que j'ai émise de l'influence des causes déterminantes du sexe sur l'ensemble de l'organisme et non sur tous ses éléments me semble être la seule qui puisse être compatible avec le développement de l'hermaphrodisme. S'il n'en était pas ainsi, les éléments sexuels suivraient tous la même voie. Mais aussi, dès que l'influence déterminante du sexe ne serait pas suffisamment énergique, aucun élément ne devrait arriver à maturité ; ils s'arrêteraient tous au même degré d'évolution. Entre les éléments à évolution mâle et ceux à évolution femelle, on observerait bien toutes sortes de transitions, mais on n'observerait pas dans les glandes ces structures complexes que nous y avons rencontrées. L'hermaphrodisme ne me semblerait pas

possible, mais la stérilité serait beaucoup plus fréquente. Au contraire, la détermination du sexe est un phénomène général mais un peu indécis. Si elle est très forte, tous les éléments sont entraînés vigoureusement dans une voie précise et se transforment en grand nombre en spermatozoïdes ou en œufs. Si elle est plus faible, un petit nombre seulement sont lancés dans la bonne voie, les autres sont abandonnés davantage à leur propre initiative, d'où cette multiplicité de modes évolutifs et la possibilité de l'hermaphrodisme avec tous les degrés dans la différenciation des éléments sexuels jusqu'à leur maturité complète.

Les différentes conditions que j'ai énumérées peuvent, cela se comprend aisément, se trouver réunies de telle façon que les éléments auxquels a été imprimée cette évolution atypique soient réunis en une certaine masse. Du reste l'intensité avec laquelle agissent les différents facteurs est ici une cause importante de différences. S'il y a surtout une indétermination intrinsèque des éléments de l'espèce, les cellules atypiques seront disséminées un peu partout ; si le facteur principal est la situation, elle seront au contraire groupées en masses. Ainsi s'explique bien comment sont si fréquents les cas d'hermaphrodisme où une partie de la glande diffère du reste. Il faut remarquer d'ailleurs aussi que ce sont ceux là qui attirent surtout l'attention. La différence de position explique aussi pourquoi les deux glandes hermaphrodites peuvent être séparées : elles ne sont pas séparées parce qu'elles sont de sexes différents ; c'est plutôt l'inverse qui a lieu.

L'indétermination élémentaire des ébauches sexuelles

nous fournit seulement le terrain sur lequel doit s'édifier l'hermaphrodisme. Maupas est du reste d'un avis analogue : « L'hermaphrodisme dérive de la neutralité sexuelle primordiale des éléments génitaux. » Mais quand cet hermaphrodisme est développé à un haut degré, pouvons-nous admettre qu'à elle seule la faiblesse de la détermination sexuelle permet à une partie assez considérable de l'ébauche génitale d'évoluer en un testicule, par exemple, quand le reste doit se transformer en ovaire. Il faut pour cela, me semble-t-il, qu'il n'y ait pas une opposition fondamentale entre les deux types d'évolution : il ne faut pas non plus qu'ils constituent deux états entre lesquels la forme évolutive doit occuper une position intermédiaire ; il faut que les deux impulsions puissent coexister à des degrés différents, de telle façon que la masse des éléments déterminés dans chacun des sens soit proportionnelle à l'intensité de chaque impulsion.

Ces considérations nous permettent d'envisager la question de savoir à quel sexe s'est superposé l'hermaphrodisme. On admet généralement que cet état se développe surtout dans le sexe femelle : c'est ce qui a lieu chez les Nématodes, chez les Crustacés, chez les Mollusques. Mais on est bien obligé de reconnaître que des éléments femelles peuvent aussi se développer dans des testicules et de considérer par conséquent comme possible le développement de la bisexualité dans le sexe mâle. Il faut ici encore regarder chaque groupe individuellement. Chez les Vertébrés, il me semble qu'on peut, pour discuter la question, prendre l'exemple de *Sargus annulatus* : chez les mâles, dans le hile testiculaire desquels s'est développé plus ou

moins complètement un ovaire, nous devons admettre que l'hermaphrodisme rudimentaire est superposé au sexe mâle; dans le cas inverse, il est superposé au sexe femelle et cela à des degrés qui varient avec les forces déterminantes respectives des facteurs des deux ordres. Lorsque les deux appareils sont équivalents, on ne pourra que difficilement dire si un sexe est superposé à l'autre; c'est qu'ils se seront développés grâce à des déterminations à peu près équivalentes; l'animal sera réellement mâle et femelle et non une femelle devenue en partie mâle.

Chez les Serrans, à cause de la prédominance de l'ovaire, on serait peut-être autorisé à penser que le testicule s'est développé secondairement chez des femelles, comme le pense Guntiier (*Study of fishes*).

Pour ce qui est des caractères secondaires, il est certain qu'il y a de nombreux exemples chez les invertébrés ou l'hermaphrodite se présente surtout avec l'habitus d'une femelle, comme cela a lieu chez les Crustacés, les Nématodes. Dans l'hermaphrodisme normal des Vertébrés, on ne peut pas envisager la question, car il ne semble pas y avoir de caractères sexuels secondaires dans les groupes où l'on trouve ces espèces hermaphrodites. Dans les cas d'hermaphrodisme par anomalie, chez les Vertébrés supérieurs, je n'ai pas besoin de rappeler le mélange de toutes les particularités que l'on peut trouver aussi bien dans l'habitus général de l'organisme que dans les voies génitales.

Si nous envisagions seulement les Vertébrés inférieurs, même en y joignant les Téléostéens, nous pourrions nous contenter des développements précé-

dents. Chez les Vertébrés supérieurs, la question se complique de la présence des conduits excréteurs et des caractères extérieurs de la sexualité. Nous pouvons nous demander comment ces facteurs importants modifient la solution du problème. Mais la question revient à celle que je traitais au début de ce travail; il est d'abord probable que l'évolution de la glande et celle des conduits excréteurs sont réglées en partie d'une façon simultanée par les causes générales de la détermination du sexe. Dans les conditions normales, l'impulsion donnée à l'ensemble de l'organisme, fait que les glandes et les conduits sexuels sont engagés en même temps dans la voie de différenciation. Quand la puissance de ces causes déterminantes fléchit un peu, de même qu'il peut y avoir discordance entre les modes d'évolution des éléments de la glande, il peut y avoir discordance entre les voies d'évolution des différents conduits génitaux. Comme il y a les matériaux pour la formation des appareils sexuels des deux sexes, ils pourront se développer complètement, ou très imparfaitement, ou irrégulièrement.

Il y a aussi certainement une influence de la glande sur l'évolution des caractères sexuels secondaires et, réciproquement, une influence de l'état des conduits excréteurs sur la constitution de la glande.

Il me semble avoir suffisamment montré que l'on pouvait parfaitement expliquer le développement de l'hermaphrodisme comme un mode très particulier d'évolution, sans avoir à invoquer le retour à un état primitif, soit de l'espèce, soit de l'embryon. Ce n'est pas à dire que les causes capables d'amener un arrêt de développement ou de favoriser un retour à

un état embryonnaire ne puissent avoir leur influence habituelle dans le cas qui nous occupe. Mais ce n'est pas en rappelant de toutes pièces un état hermaphrodite antérieur ; c'est en ramenant ou en retenant les éléments sexuels à un état indéterminé sur lequel des actions multiples pourraient s'exercer ; c'est en produisant le terrain sur lequel se développera l'hermaphrodisme.

J'ai parlé comme si j'envisageais seulement l'hermaphrodisme par anomalie, l'hermaphrodisme exceptionnel. J'ai cependant indiqué comment certaines espèces y ont plus de prédispositions que les autres. Il est dès lors facile de s'expliquer comment peuvent apparaître des espèces normalement hermaphrodites. La prédisposition des individus à produire les deux sortes d'éléments sexuels peut augmenter au cours de la phylogénie ; un moment peut venir où ces éléments mûrissent et sont éliminés. Si l'accomplissement de cette fonction est compatible avec l'évolution de l'espèce, elle s'implante et se régularise de plus en plus.

L'hermaphrodisme nous apparaît alors chez les Vertébrés, aussi bien pour les espèces que pour les individus, non pas comme un phénomène de régression, mais comme un mode particulier d'évolution, d'origine secondaire, substitué à l'état dioïque.

Tous ces faits prouvent une fois de plus que la fécondation croisée n'est pas une nécessité biologique absolue, comme on l'avait admis d'abord ; l'un ou l'autre mode de fécondation peuvent se substituer l'un à l'autre dans le cours de la phylogénie, sans qu'il y ait, d'une manière générale, plus d'avantages pour

l'animal dans un cas que dans l'autre. La sélection naturelle n'est pas la seule loi qui puisse expliquer son apparition, mais une quantité de facteurs, dont nous avons vu quelques-uns se traduire d'une façon plus immédiate par l'évolution imprimée aux éléments génitaux, peuvent entrer en ligne de compte pour faire apparaître la bisexualité.

X

Conclusion

I. — L'hermaphrodisme peut se rencontrer dans tous les groupes de Vertébrés. Sous quelques unes de ses formes, il existe comme état sexuel normal chez un certain nombre d'espèces de Vertébrés inférieurs. Il se manifeste à l'état d'anomalie dans les groupes les plus divers ; certaines espèces ont plus de prédispositions que d'autres à présenter cette anomalie.

II. — L'hermaphrodisme n'est probablement pas l'état général de tous les Vertébrés primitifs. En tous cas, on ne saurait considérer ses manifestations chez les autres Vertébrés comme un phénomène de régression, c'est au contraire un mode spécial d'évolution sexuelle.

III. — Le développement de l'hermaphrodisme a pour point de départ une indépendace individuelle plus grande des éléments de l'ébauche génitale vis-à-vis des facteurs déterminants du sexe ; ces éléments se trouvent sous l'influence de différentes causes, extrinsèques et intrinsèques, plus ou moins affranchis du déterminisme habituel. Les causes habituelles de régression ou d'arrêt de développement de l'organisme, peuvent indirectement se manifester par de l'hermaphrodisme, en ramenant les éléments à un certain état d'indétermination.

Index Bibliographique

80. Ahlfeld. — Die Missbildungen des Menschen. Leipsig, 1880.
79. Balbiani. — Leçons sur la génération des Vertébrés. Paris, 1879.
72. Balsamo Crivelli et Maggi. — Sur les organes essentiels de la reproduction de l'Anguille. *Jour. de zool. de Gervais*, 1872.
1761. Baster. — Naturkundige uitspanningen, etc., 3 stuckje. Harlem, 1761.
93. Beard. — Notes on Lampreys and Hags, *Anat. Anz.* 8. Jahrg.
80. Benecke. — *Deutsche Fischerei Zeitung*. Jahrg, 1880.
74. Van Beneden. — De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire. *Bull. de l'Acad. R. de Belgique*, 1874.
46. Bidder.— Vergl. anat. u. histol. Untersuchungen über die männlichen Geschlechts — und Harnwerkzeuge der nakten Amphibien.
97. Bouin P. — Etude sur l'évolution normale et l'involution du tube séminifère. *Arch. d'Anat. micr.*, 1897, T. 1.
1900. Bouin M. — Histogénèse de la glande génitale femelle chez R. temporaria. *Arch. de Biol.* 1900.
84. Bourne. — On certain abnormalities of the common Frog. *Journ. of the morph. Society*, vol. 24, 1884.
93. Born. — Die Structur des Keimbläschens im Ovarïaleei von *Trit. tœn. — Arch. f. mikr. Anat.* 43 Bd., 1873.
78. Brock. — Beitrage zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. *Morph. Jahrb.* 1878.

81. Brock. — Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Murœnoïden. *Mittheil. aus. der. zool. Station zu Neapel* 2. Bd.. 1881.

86. Brock. — Die Entwickelung des Geschlechtsapparate der stylommatophoren Pulmonaten. *Zeitsch. f. wiss. Zoologie,* 1886.

97. Carnoy et Lebrun. — La vésicule germinative et les globules polaires chez les batraciens. *La Cellule,* T. xii, xiv, xvi.

1901. Caullery et Mesnil.— Sur l'*Hemioniscus Balani* Bucholz. *Bulletin sc. de la France et de la Belgique,* T. xxxiv.

80. Claus. — Grundzüge der Zoologie, 1880.

75. Cole. A case of Hermaphroditismus in *R. temporaria. Anat. Anz.* Bd. xi. 1875.

65. Crecchio. — Sopra un cazo di apparenzi virili in una donna. *Il Morgagni,* 1865.

99. Cuénot. — Détermination du sexe. *Bulletin sc. de la France et de la Belgique,* 1899..

86. Cunningham. — On the structure and development of the reproductive elements in *Myxine glutinosa. Quat. Jour. of. micr. sc.* T. xxviii, 1886.

Day. — British fishes.

87. Debierre. — Sur un merlan hermaphrodite, C. R. soc. de Biol. 1887.

1901. Delbet. — Traité de pathologie générale de Bouchard, 1901.

58. Dufossé. — De l'hermaphrodisme de certains vertébrés. *Ann. des sc. naturelles,* 1858.

66. Ecker. — Untersuchungen zur Ichthiologie. Numberg, 1866.

93. Eismond. — *Travaux du laboratoire zool. de Varsovie,* T. vii, 1893.

72. Ercolani. — De l'hermaphrodisme complet des anguilles. *Jour. de zool. de Gervais,* 1872.

98. Friedmann. — Rudimentäre eier im Hoden von R. viridis. Arch. f. mikr. Anat. 52 Bd.

1901. Garnier. — Hermaphrodisme histologique dans le testicule adulte d'*Astacus fluviatilis.* C. R. soc. de Biol. 1901.

70. Gegenbaur. — Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 1870.

36. Geoffroy Saint-Hilaire. — Histoire des Anomalies de l'organisation.

87. Giard. — La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les crustacés décapodes. *Bulletin sc. du Nord de la France.* T. xviii, 1887.

1901. Giard. — Remarques critiques à propos de la détermination du sexe chez les Lepidoptères. C. R. Acad. des Sc.. 1901.

99. Guericolas. — De l'hermaphrodisme vrai chez l'homme et les animaux supérieurs. Thèse de Lyon, 1899.

90. Guinard.— *Journal de médecine vétérinaire.* Lyon, 1890.

93. id. Précis de Tératologie, 1893.

77. Hæckel.— Antropogénie. Trad. franç. 1877.

Halbertsma.— Normaal en abnormaal hermaphroditismus bij de visschen. *Kgl. Akad. v. wett. vers en meded. afd. natuur.* deel XVI.

70. Heppner.— Ueber den wahren Hermaphroditismus beim Menschen. *Arch. f. Anat. and Physiol.* 1870.

Hermann. — Hermaphrodisme. Article du dictionnaire encyclopédique des sciences médicales de Dechambre.

86. Hoffmann.— *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. 44. 1886.

Hoeck.— Hermaphroditismus bei *Raja Clavata. Tijdschr. Nederl. Dierkun. Vereen.* D. 4.

91. Howes.— On some hermaphrodite genitalia of the codfish. *Proceed. of the linnean Society*, vol 23. 1891.

95. Jaquet.— Note sur un cas d'hermaphrodisme incomplet chez *Lacerta agilis. Bibliogr. anat.* III[e] vol. Paris 1895.

89. Jungersen. — Entwickelung der Geschlechts organe bei der Knochenfischen. *Arb. aus. d. Zool. Instit. in Wurzburg.* 9 Bd. 1889.

85. Kent.— A case of abnormal development of the reproductive organs in the frog. *Journ. Anat. and Physiol.* vol. 19. 1885.

73. Klebs.— Handbuch der pathologische Anatomie. 1873.

86. Knappe. — Das Biddershe Organ. *Morph. Jahrb.* XI Bd. 1886.

96. Kopsch et Szymonowicz.— Ein Fall von Hermaphroditismus verus bilateralis beim Schwein. *Anat. Anz.* XII Bd. 1896.

93. Korschelt. — Ueber *Ophryotrocha puerilis* Clap. *Zeit. Wiss. Zool.* 57 Bd.
76. Langerhans.— *Arch. f. mikr. Anat.* 1876.
90. Latter.— Abnormal reproductive organs in *R. temporaria* *Journ. Anat. and Physiol.* 25 Bd. 1890.
85. Laulanié.— Sur l'évolution comparée de la sexualité dans l'individu et dans l'espèce. *C. R. Acad. des Sc.* 1885.
86. Laulanié.— Diverses notes à la *Société de Biologie*, 1886 et 1887.
1688. Leuwenhoëk.— Vervolg de Brieven geschreven aan de K. Societat in London. 64e Missive. 1688.
53. Leydig.— Anat. histol. Untersuchungen uber Fische und Reptilien.
1900. Loisel.— Etudes sur la spermatogénèse chez le moineau domestique. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie.* 1900.
1901. Loisel.— Grenouille femelle présentant tout les caractères sexuels secondaires du mâle. *C. R. de la Société de Biologie.* 1901.
81. Mac Leod.— Recherches sur la structure et le développement de l'appareil reproducteur femelle des Téléostéens. *Arch. de Biologie.* 1881.
77. Malm.— Hermaphrodisme chez les Poissons. — *Journal de Zoologie de Gervais.* 1877.
1737. Marchant.— *Mémoires de l'Académie des Sciences.* 1737.
84. Marshall.— On certain abnormal conditions of the reproductive organs of the Frog. *Journ. Anat. and Physiol.* vol. VIII. 1884.
1900. Maupas.— Modes et formes de reproduction des Nématodes.— *Arch. de Zool. expérimentale*, série 3. T. VIII. 1900.
15. Meckel. — De duplicate monstrosa commentatio. Halæ. 1815.
77. Minot.— Proceed. *Boston Soc. Nat. Hist.* 1877.
80. id. American Naturalist, 1880.
94. Mitrophanow.— Un cas d'hermaphrodisme chez la grenouille. *Bibliographie Anatomique*, II. 1894.
95. Montgomery.— On successive, protandric and protogynetic hermaphroditism in animals. *American Naturalist*, vol. XXIX. 1895.
1737. Morand.— *Mémoires de l'Académie des sciences.* 1737.

85. Mueller Fritz.— Die Zwitterbildung im Thierreich. *Kosmos*, t. II.
30. Mueller J. — Entwickelungsgeschichte der Genitalien. Dusseldorf. 1830.
75. Mueller W.— Ueber die Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. *Jenaische Zeitschr.* Bd. II. 1875.
83. Munter.— *Deutschen Fischerei. Zeitung*, 1883.
89. Nansen.— Un hermaphrodite protandrique parmi les vertébrés. *Bulletin sc. de la France et de la Belgique*, 1889.
Pallas.— Brandts und Ratzeburgs medicinische Zool. Bd. II.
1900. Policard. — *C. R. Société de Biologie*, 1901.
82. Pflueger. — Ueber die Geschlechtsbestimmende Ursachen und die Geschlechtsverhältniss der Frösche. *Arch. f. Physiol.* Bd. 28.
95. Pelseneer. — Hermaphrodisme des mollusques. *Arch. de Biologie*, 1895.
98. Pidgeon. — Hermaphroditism in the Herring. *Nature*, vol. 57.
92. Prenant. — Sur la signification de la cellule accessoire du testicule. — *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.* T. 28, 1892.
25. Rathke. — Beitrage zur Geschichte der Thierwelt. Neueste Schr. d. nat. Gesell. in Danzig. I Bd.
1737. Réaumur. — *Mémoires de l'Acad. des Sc.*, 1737.
1900. Regaud. — *C. R. Soc. de Biologie*, 1900.
85. Reuter. — Ein Beitrag zur Lehre von Hermaphroditismus, inaug. Diss. Würtzburg, 1885.
88. Ridewood. — On abnormal genital system in the male of the common Frog. *Anat. Anz.*, vol. 3, 1888.
1758. Rösel von Rosenhof. — Historia naturalis Ranarum.
83. Sabatier. — Sur les cellules du follicule de l'œuf et sur la nature de la sexualité. *C. R. Acad. des Sc.* 1883.
id. Sabatier. — Recueil de mémoires sur la morphologie des éléments sexuels et sur la nature de la sexualité. Montpellier et Paris, 1886.
77. Schnopfhagen. — *Wiener med. Jahrbücher*, 1877.

87. Schultze. — Untersuch. über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. *Zeitschr. fr. wiss. Zool.* Bd. 45, 1887.
76. Semper. — *Arch. f. mikr. Anat.*, 1876.
70. Smith. — Notice of true hermaphroditism in the Codfisch and in the Herring. *Journ. of Anat. and Physiol.* 1870.
90. Smitt. — A case of hermaphroditism in the common frog. Journ. of Anat. and Physiol., 1890, vol. 24.
82. Smith. — Description d'un hareng hermaphrodite. *Arch. de Biol.* T. III, 1882.
76. Spengel. — *Arbeit des Zool. Zootom. Institut in Würtzburg.* Bd. 3, 1876.
98. Standfuss. — Experimentale zoologische Studien mit Lepidopteren. *Denkschs. aus der Schweiz. Naturforsch. Gesellschaft.* Bd. XXXVI, 1898.
45. Steentrup. — Undersögeln over Hermaphroditismen. *Tiervœrelse i Naturen.* Kjöbenhavn, 1845.
92. Stewart. — On a hermaphrodite trout. *Journ. Linn. Soc. of London.* Vol. 24, 1892.
92 bis. Stewart. — On a hermaphrodite mackerel, *ibid.*
94. Sumner. — Hermaphroditism in *R. virescens. Anat. Anz.* IX. Bd.
74. Syrski. — Ueber die Reproductions organe der Aale. *Sitzberichte der K. Akademie der Wiss. Wien.* 1874.
76. Syrski. — De piscium osseorum organis genitalibus. *Kosmos, Lemberg,* I, 1876.
88. Tichomirow. — Androgynie bei Vogeln. *Anat. Anz.* III Jg. 1888.
Valenciennes. — Histoire naturelle des Poissons.
95. La Valette Saint-Georges. — Zwitterbildung bei kleinem Wassermolch. *Arch. f. mikr. Wiss.* 45 Bd., 1895.
82. Vogt. — *Arch. de Biologie*, 1882. Sur un hareng hermaphrodite.
70. Waldeyer. — Eierstock und Ei, 1870.
77. Ward. — Ovum in testis in Lamprey. *American monthley micr. journ.*, vol. 18.
84. Weber M.— Ueber Hermaphroditismus bei Fischen. *Nederl. Tijdschr. vor de Dierkunde.* Jy. v. 1884.

90. Weber M.— Ein Fall von Hermaphroditismus bei Fringilla princeps. *Zool. Anz.* 1890.
1900. Winiwarter.— Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères. *Arch. de Biol.* T. xvii, 1900.
53. v. Wittich.— *Zeitschr. für wissens. Zool.* Bd. iv.
97. Weeler. — The sexual phases of *Myzostoma. Mitth. aus d. zool. Stat. zu Neapel,* xii, Bd.
45. Worm. — *Ephem. Nat. Cur.* Dec. i, obs 125.
45. Yarrel — *Proced. Zool. Soc.* 1845.

Montpellier, le 28 Norembre 1901.

Vu et approuvé :

Le Doyen,

MAIRET.

Vu et permis d'imprimer :

Montpellier, le 28 Novembre 1901,

Le Recteur,

BENOIST.

Explication de la Planche.

Fig. 1 à 5 Phases de synapsis dans l'organe de Bidder de *B. vulgaris*.

Fig. 6 Ovogonie de l'organe de Bidder en caryokinèse.

Fig. 7 à 17 Cellules prises dans le hile du testicule de de *S. annulatus*: 7, œuf dégénéré; 8, 10, 16, cellule sexuelle à protoplasma devenu semblable à celui des œufs dégénérés; 9, cellule du même type dont le noyau se transforme en vésicule germinative; 11 à 14, 17, cellules présentant des masses colorables dans leur cytoplasma; 15, jeune cellule qui a commencé à se transformer en œuf, mais dont la vésicule germinative s'est détruite.

Fig. 18 à 50 Cellules du testicule de *Smaris vulgaris*: 18-22, cellules ayant commencé à se transformer plus ou moins en œufs; 23, cellule sexuelle à protoplasma très réduit; 24, cellule sexuelle partiellement transformée en cellule à granulations; 25, 26, cellules à granulations; 27-29, cellules folliculeuses transformées; 30, 31, spermatocytes à protoplasma vitreux et noyau clair; 32-38, spermatocytes en pycnose; 39, cellule sexuelle à protoplasma devenu dense; 40-50 cellules particulières.

Fig. 51 Spermatocyte de *B. vulgaris* en pycnose, avec un court filament.

TABLE DES MATIÈRES

		Pages
I.	Introduction	5
II.	Définition de l'hermaphrodisme	10
III.	Classification des degrés de l'hermaphrodisme	21
IV.	L'hermaphrodisme chez les amniotes. Mammifères	36
	Oiseaux et reptiles	44
V.	L'hermaphrodisme chez les Batraciens	46
	L'organe de Bidder	53
VI.	L'hermaphrodisme chez les Poissons	67
	Les cas d'hermaphrodisme accidentel des Poissons	68
	L'hermaphrodisme normal des Poissons	75
VII.	Sur quelques détails cytologiques relatifs aux glandes hermaphrodites	101
VIII.	Les théories sur l'hermaphrodisme primitif	119
IX.	Essai d'une théorie du développement de l'hermaphrodisme	147
X.	Conclusion	165
	Bibliographie	166
	Explication de la planche	173

SERMENT

En présence des Maîtres de cette Ecole, de mes chers condisciples, et devant l'effigie d'Hippocrate, je promets et je jure, au nom de l'Être suprême, d'être fidèle aux lois de l'honneur et de la probité dans l'exercice de la Médecine. Je donnerai mes soins gratuits à l'indigent, et n'exigerai jamais un salaire au-dessus de mon travail. Admis dans l'intérieur des maisons, mes yeux ne verront pas ce qui s'y passe ; ma langue taira les secrets qui me seront confiés, et mon état ne servira pas à corrompre les mœurs ni à favoriser le crime. Respectueux et reconnaissant envers mes Maîtres, je rendrai à leurs enfants l'instruction que j'ai reçue de leurs pères.

Que les hommes m'accordent leur estime si je suis fidèle à mes promesses ! Que je sois couvert d'opprobre et méprisé de mes confrères si j'y manque !

. . . . . .

. . . . . .

. . . . .

. . .

Imp. du *Sémaphore*, Barlatier-Marseille

Imp. du Sémaphore Barlatier Marseille